

**DIE FUNKTIONSMORPHOLOGIE
DER MECHANOREZEPTOREN
IN DER STATOCYSTE VON
NEOMYSIS INTEGER (LEACH)
(MALACOSTRACA/PERACARIDA/
CRUSTACEA)**

zur
Erlangung der Doktorwürde
des
Fachbereichs 23
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Christiane Borck
aus Brüssel

1973

**DIE FUNKTIONSMORPHOLOGIE
DER MECHANOREZEPTOREN
IN DER STATOCYSTE VON
NEOMYSIS INTEGER (LEACH)
(MALACOSTRACA/PERACARIDA/
CRUSTACEA)**

zur
Erlangung der Doktorwürde
des
Fachbereichs 23
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Christiane Borck
aus Brüssel

1. Gutachter: Professor Dr. G. Kümmel
2. Gutachter: Professor Dr. E. Wachmann

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 23. Januar 1973



Diese Arbeit wurde am 1. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. G. KÜMMEL angefertigt, dem mein besonderer Dank gilt.

Außerdem danke ich Herrn Direktor SCHRÖDER (Berliner Aquarium) für die Beschaffung des Tiermaterials, Frau SCHULZ und Herrn NEUBAUER (Zentralinstitut für Elektronenmikroskopie der Technischen Universität Berlin) für die Durchführung der Arbeiten am Raster-Elektronenmikroskop und Frau C. St. FRIEDEMANN (1. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin) für die freundliche Hilfe bei der Anfertigung der Zeichnungen.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALTSÜBERSICHT

Seite

A.	Einleitung	1
a)	Historischer Überblick	1
b)	Problemstellung	2
B.	Material und Methoden	9
a)	Lichtmikroskopische Methoden	9
b)	Elektronenmikroskopische Methoden	10
c)	Rasterelektronenmikroskopische Methoden	11
C.	Biologie von Neomysis integer	12
D.	Lage der Statocysten im Tier	12
E.	Ergebnisse	13
a)	Lichtmikroskopische Ergebnisse	13
1.	Statocyste	13
2.	Statolith	14
3.	Sinneshügel und Sinneshaare	16
b)	Rasterelektronenmikroskopische Ergebnisse	20
1.	Statocyste und Statolith	20
2.	Sinneshügel und Sinneshaare	21
c)	Elektronenmikroskopische Ergebnisse	22
1.	Statocyste	22
2.	Statolith	23
3.	Sinneshügel und Anordnung der Sinneshaare	23
4.	Aufbau des Sensillums und dazugehörige Definitionen	24
I.	Sinneszellkörper	25
II.	Proximaler Dendrit	25
a)	Region der Cilienwurzeln	25
B)	Region des Basalkörpers und Beginn des distalen Dendriten (9x2+0 [2] Struktur)	27
III.	Distaler Dendrit	30
a)	Region der Cilienerweiterung	30

	Seite
IV. Das "freie" Haar	32
d) Anhang	34
1. Häutungsnahe (Haarbildungs)stadien	34
2. Außenhaare der Uropoden	35
F. Diskussion	36
a) Vergleich der Ultrastruktur von Rezeptoren bei Arthropoden	36
1. Mikrotubuli	37
2. Mitochondrien	38
3. Desmosomen	38
4. Hüllzellen	39
5. Elektronendichte Strukturen in H ₁	41
6. Sensillenliquor I, II	42
7. Cuticuläre Scheide	44
8. Basalkörper	46
9. Ciliarstrukturen	47
10. Tubularkörper	48
11. Das "freie" Haar	50
b) Vergleichende Funktionsbetrachtung von Rezeptoren bei Arthropoden	51
1. Insecta, Chelicerata	51
α) Hüllzellen	51
β) Tubularkörper	52
2. Vergleichende Funktionsbetrachtung mit Dekapodenkrebsen	54
c) Überlegungen zum Halterungs- bzw. Auf- lagenmechanismus des Steines	59
G. Zusammenfassung	62
Literaturverzeichnis	66

A. Einleitung

a) Historischer Überblick

Die Erforschung der *Statocyste* von Crustaceen/Dekapoda mit ihren mechanorezeptorischen Sinneshaaren beginnt mit der Entdeckung eines angeblichen Gehörsinnes: CLAUDIUS PREANESTINUS AELIANUS berichtet 1616 in seinem 6. Buch, Kap. 31 (s. Abb. 1): "De natura animalium": "Die Paguren werden von den Fischern mit Hilfe von Musik gefangen. Sie beginnen nämlich, während jene in der Tiefe verborgen sind, auf einem Instrument "Photingium" zu spielen. Sobald die Krebse dies hören, werden sie sofort nicht nur bewogen, aus der Tiefe hervorzukommen, sondern sie springen vor Entzücken aus dem Meer heraus. Während die auf der Flöte spielenden Fischer sich zurückziehen, werden jene, ihnen folgend, im Trocknen gefangen." (Übersetzung nach TH. BEER 1898).

Pater ANTONIO MINASI (1775) beschreibt den ersten sogenannten "Hörzylinder", der sich im ersten Glied der zweiten Antenne bei Paguren/Dekapoda befinden soll (s. Abb. 2 a).

Dieser sogenannte "Hörzylinder" wird jedoch von späteren Autoren (u. a. V. HENSEN 1863) nicht als Sinnesorgan gedeutet, sondern als Teil der "grünen Drüse" (Antennendrüse).

Das Organ, welches wir heute als *Statocyste* ansehen, wird das erste Mal von ROSENTHAL (1811) in den ersten Antennen von *Astacus/Homarus/Dekapodenkrebse* beschrieben, jedoch funktionell als Riechorgan gedeutet (Abb. 2 b). Die Funktion des Organs bleibt in den folgenden Jahren weiterhin umstritten. FARRE (1843), HENSEN (1863), die vor allem eine ausführliche Beschreibung der "Otocyste" der Sinneshaare sowie deren Innervation liefern, deuten es als Gehörorgan.

Erst DELAGE (1887) kann durch funktionelle Versuche an "Otocysten" von Malakostrakenkrebse (Dekapoda und Mysidaceen) beweisen, "que les otocystes ne sont pas seulement des organes de l'audition, mais qu'ils jouent un grand rôle dans l'orientation locomotrice", d. h. die "Otocyste" soll ein statisches Organ sein. KREIDL (1893) kann durch seine berühmten Magnetversuche die Ansichten von DELAGE (1887) bestätigen, BETHE

(1895), BEER (1898, 1899), PRENTISS (1901) schließen sich den Autoren an. Die schon von VERWORN (1891) bei Ctenophoren (Coelenterata) vorgeschlagenen Ausdrücke "Statocyste" und "Statolith" werden übernommen (s. auch BETHE 1895: "Otolith" (Statolith)).

In den darauffolgenden Jahren steht die Zug/Druck- (MAGNUS 1924) bzw. Scherwirkung (BREUER 1891) des Statolithen auf die Sinneshaare zur Diskussion. Die Zug/Druck-Theorie wird erst durch die Untersuchungen von v. HOLST (1950a) am Statolithenapparat von Fischen sowie durch zahlreiche funktionelle Untersuchungen SCHÖNEs am Statolithenapparat von Dekapodenkrebsen in den 50er Jahren entkräftet (SCHÖNE 1959). Die Erregung der Rezeptoren wird nach SCHÖNE durch die Scherung verursacht (SCHÖNE 1951, 1952, 1954, 1957, 1959 und STEINBRECHT 1968, SCHÖNE 1971).

b) Problemstellung

Nach Einführung der Elektronenmikroskopie sind die funktionsmorphologischen Untersuchungen an Sinnesorganen und deren Rezeptoren (Mechano- oder Chemorezeptoren) speziell auf die Problemstellung von Ort und Art der Umsetzung des Primärreizes in Erregung an den dendritischen Fortsätzen ausgerichtet. SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) und SCHÖNE (1971) haben in einer elektronenmikroskopischen und sinnesphysiologischen Arbeit die mechanorezeptorischen Sinneshaare in der S t a t o c y s t e von Astacus (Dekapodenkrebs) untersucht. COHEN (1955, 1960) hat in einer lichtmikroskopischen und elektrophysiologischen Arbeit die mechanorezeptorischen Sinneshaare in der S t a t o c y s t e von Homarus (Dekapodenkrebs) ebenfalls untersucht. Als Ort der Umsetzung von Reiz in Erregung wird bei Dekapodenkrebsen (SCHÖNE und STEINBRECHT 1968, SCHÖNE 1971) "Zug" an den dendritischen Fortsätzen angenommen, als Ort der Umsetzung ist wahrscheinlich die Region der ciliären Strukturen anzunehmen.

Eine andere Form der Erregungsauslösung ist die "Zugspannung", die u. a. bei Insekten diskutiert wird. Als Ort der Umsetzung von Reiz in Erregung werden Differenzierungen der Sinnes-

cilien (Tubularkörper) oder entsprechende Strukturen angenommen, die entweder an der Spitze des distalen dendritischen Fortsatzes oder weiter proximal liegen (z.B. SCHMIDT 1969, 1970, HANSEN und HEUMANN 1971, THURM 1964, 1965, SCHMIDT und GNATZY 1971, 1972). Sie bestehen aus Mikrotubuli (THURM 1964: 100), (NICKLAUS et al. 1967: 1000), (SCHMIDT und GNATZY 1971: 200-300), die in eine elektrodendichte Zwischensubstanz eingebaut sind. Physiologischen und morphologischen Ergebnissen zufolge soll nach THURM (1964, 1965) als adäquater Reiz eine "Kompression" in Höhe dieses Körpers oder einer ihm entsprechenden Struktur erfolgen. Es ist anzunehmen, daß es zu einer Pressung der Membranen auf den Tubularkörper oder einer ihm entsprechenden Struktur kommt, wie es auch SCHMIDT (1969, 1970) beschreibt.

Aufgrund dieser zur Zeit vorliegenden elektronenmikroskopischen Untersuchungen und der damit verbundenen gegensätzlichen Vorstellungen über Ort und Art der Umsetzung von Reiz in Erregung ist es Ziel der hier vorliegenden Untersuchung: 1) an Hand der Funktionsmorphologie die Arbeitsweise der mechanorezeptorischen Sinneshaare in der Statocyste von *Neomysis* zu klären und Überlegungen zum Transducermechanismus anzustellen, sowie 2) durch Vergleich der Mechanorezeptoren von *Neomysis* mit Rezeptoren von Insecta, Chelicerata und in Statocysten von Dekapodenkrebsen besondere Kennzeichen der hier beschriebenen Rezeptoren zu erarbeiten.

Einen Überblick der wichtigsten Literatur über Statocysten und deren mechanorezeptorische Sinneshaare bei Krebsen funktioneller und morphologischer Art gibt Tab.I, Seite 4.

Tabelle I. Historischer Überblick der wichtigsten Arbeiten über die Statocysten der Crustaceen und deren Mechanorezeptoren seit 1616.

Autor	Jahr	Art oder Gruppe	U n t e r s u c h u n g bzw. A u s s a g e
AELIANUS	1616	Dekapoda, Paguridea	Nimmt bei den Paguren Gehörsinn an.
MINASI	1775	Dekapoda, Paguridea	Beschreibt im ersten Glied der 2. Antennen einen Hörzylinder, später als Teil der Antennen-drüse erkannt.
ROSENTHAL	1811	Astacus Homarus	Beschreibt als erster die "Statocyste" in den ersten Antennen von Astacus/Homarus/Dekapodenkrebsen; funktionelle Deutung als Geruchsorgan.
TREVIRANUS	1822	Homarus	Schließt sich der Auffassung ROSENTHALS an; entdeckt als erster die "Otolithen".
FARRE	1843	Astacus Homarus	Beschreibt die "Otocyste" mit "Otolith" und Sinneshaaren, ("gefiederte, mit Nervenmasse gefüllte Fortsätze"), die durch unmittelbaren Kontakt mit "Otolithen" erregt werden. Funktionelle Deutung als Gehörorgan.
PREY u. LEUCKART	1847	Mysis flexuosa	Entdecken ähnliches Organ mit "Otolith" und mit diesem in Verbindung stehende Sinneshaare im 6. abdominalen Beinpaar bei Mysidaceen.
LEUCKART	1853	Mysidacea Dekapoda	Teilt "Otocysten" in geschlossene (mit einem "Otolithen") und offene (mit mehreren "Otolithen") ein.
HENSEN	1863	Mysidacea Dekapoda	Eingehende Darstellung der "Otocysten" mit Sinneshaaren und "Otolith" verschiedener Ordnungen von Krebsen. Einteilung der Haare ("Hörhaare") in: 1. "Otolithenhaare" = "Winkelhaare" = "Hakenhaare". 2. Freie Haare in "Hörsäcken" = "Fadenhaare", "Gruppenhaare". 3. "Hörhaare der freien Körperoberfläche".

Tabelle I. (Fortsetzung)

Autor	Jahr	Art oder Gruppe	U n t e r s u c h u n g bzw. A u s s a g e
HENSEN (Fortsetzung)			Beschreibt den Typus der "Hörhaare" mit Haarbasis ("Zahn, Gegenzahn, Lingula") und Haarschaft. Der distale Fortsatz der bipolaren Sinneszelle läuft in einen Chitinfaden (Chorda) aus, der sich an der Lingula festsetzt. Außerdem Untersuchungen über Häutungsvorgänge, chemische Zusammensetzung der Steine (Mysis CaF_2); funktionelle Deutung als Gehörorgan.
SARS	1867	Mysis oculata Mysis spiritus	Beschreibung des Organs, des "Otolithen" und der Sinneshaare.
DELAGE	1887	Dekapoda Mysidacea	Beweist durch Exstirpationsversuche, daß den "Otocysten" statische Funktion zukommt.
v.RATH	1891	Dekapoda Isopoda	Beschreibt Gruppen von Sinneszellen, deren unverzweigte Ausläufer bis zur Spitze des Haares ziehen.
CLAUS	1891	Dekapoda	Beschreibt Verzweigungen des "Terminalstrangs" des Nerven (Bezeichnung von v.RATH) innerhalb des Haarlumens.
KREIDL	1893	Palaemon	Bestätigung der DELAGE-Arbeit durch seine bekannten Magnetversuche. Die von VERWORN (1891) vorgeschlagenen Ausdrücke "Statocyste" und "Statolith" werden angenommen.
BETHE	1895	Mysis flexuosa	Untersucht "Bau, Innervation, Entwicklung und physiologische Bedeutung" der "Otocyste" (Statocyste); zu jedem Haar eine bipolare Sinneszelle. Nerv zieht bis in die Spitze des Haares.
RETZIUS	1895	Astacus	Untersuchung über die Innervation der Sinneshaare. Sinneszellen sind proximal von den Sinneshaaren vorhanden.

Tabelle I. (Fortsetzung)

Autor	Jahr	Art oder Gruppe	U n t e r s u c h u n g bzw. A u s s a g e
BETHE	1897	Carcinus maenas	Versuche zur Funktion der Statocyste als Gleichgewichtsorgan; Korrelation der Beine nach Entfernung der Statocysten gestört.
BEER	1899	Penaeus membranaceus	Die Augen spielen bei P. membranaceus für die Orientierung im Raum keine Rolle im Gegensatz zu Mysis, Palaemon.
PRENTISS	1901	Dekapoda	Beschreibung der Statocyste von Dekapoden mit Drüsenzellen in den Statocysten. Einteilung der Sinneshaare wie HENSEN (1863) in Haken, Faden, Gruppenhaare. Endfaser des Nerven geht nur bis zur Haarkugel (Δ -basis); erkennt, daß Statolith für die Funktion der Statocyste nötig.
FRÖHLICH	1904	Penaeus membranaceus	Untersucht Verhalten einseitig entstateter Tiere.
BUDDEN-BROCK	1914	Dekapoda Mysidacea	Orientierung der Krebse im Raum ist abhängig von: 1. Lichtrückreflex 2. Statocystenreflex 3. allgemeiner Lagereflex. Wirkung der Statocyste beruht auf der "Zug-Druckwirkung" des Statolithen auf die Sinneshaare. Funktion der Statocyste ist die Steuerung um die Längs- und Querachse.
KÜHN	1914	Astacus Dekapoda	Statocyste von Astacus soll einsinnig wirken. Krebs zeigt nach Exstirpationsversuchen "Aufrichtereaktionen" immer in der gleichen Richtung.
KINZIG	1919	Dekapoda	Untersuchung über Bau der Statocyste, Sinneshaare sowie deren Innervierung. Typus eines Haares in Anlehnung an HENSEN (1963) mit Haarbasis ("Zahn", "Gegenzahn", "Lingula") und Haarschaft. "Chorda" setzt distal von der Lingula am Haarschaft an. Eine Sinneszelle pro Haar.

Tabelle I. (Fortsetzung)

Autor	Jahr	Art oder Gruppe	U n t e r s u c h u n g bzw. A u s s a g e
LANG and YONGE	1935	Homarus vulgaris	Untersuchung von Drüsenzellen in Statocysten (s.auch PRENTISS (1901). Funktion: Akzessorische Funktion (hyaline Sekretion) zwischen Sinneshaaren und Statolithen.
SCHÖNE	1951	Astacus fluviatilis	"Scherung" ist der erregungsauslösende Reiz in der Statocyste. Statocyste des Flußkrebsees wirkt doppelsinnig.
SCHÖNE	1952	Palaemonetis	Das Sinusgesetz von v.HOLST am Statolithenapparat von Fischen aufgestellt, ist auch gültig für Dekapoda. "Scherung ist der für die Sinneshaare adäquate Reiz."
SCHÖNE	1954	Palaemonetis varians Astacus fluviatilis Crangon crangon Carcinus maenas Homarus vulgaris	Es besteht eine "lineare Beziehung zwischen Reiz (Scherung) und Reaktion (Augenauslenkung)." Beide folgen ohne Phasenverschiebung einer Sinusfunktion. Das Sinnesepithel besitzt eine vom Statolithenreiz unabhängige Dauererregung, "die von der Scherung modifiziert wird".
DIJKGRAAF	1955	Carcinus maenas Maja verrucosa	Beschreibung des Rotationssinnes bei Krabben: Rotationsrezeptoren: "Fadenhaare" an der Wand der Statocysten, "Hakenhaare" = Statolithenhaare, "Gruppenhaare" vermutlich keine Rezeptorfunktion.
COHEN	1955	Homarus americanus	Morphologischer Teil: Sinneshaare mit Ampulla und Schaft. Nerv setzt wahrscheinlich distal von der Haarbasis an, jedoch nicht bewiesen. Eine Sinneszelle pro Haar. Elektrophysiologischer Teil: Beschreibung von 4 Rezeptoren in der Statocyste: 1) Lagerezeptoren I und II. 2) Vibrationsrezeptoren. 3) Accelerationsrezeptoren. Impulsfrequenz ändert sich in leerer Statocyste durch Abbiegen der Haare von lateral-median oder umgekehrt.

Tabelle I. (Fortsetzung)

Autor	Jahr	Art oder Gruppe	U n t e r s u c h u n g bzw. A u s s a g e
DIJKGRAAF	1956	Maja verrucosa Carcinus maenas	Entdeckung der von außen aufgenommenen Statolithen bei erwachsenen Brachyuren. Zur Zeit HENSENs Annahme: Statocyste der Brachyuren sei allgemein geschlossen, ohne Statolithen. Beschreibung der Statolithenhaare: Schwererezeptoren; Fadenhaare: Rotationsrezeptoren, freie Hakenhaare: Vermutlich Rotationsrezeptoren.
SCHÖNE	1957	Crangon vulgaris Palaemonetes varians	"Scherung und Effektorenwirkung ändern sich proportional dem Sinus des Winkels zwischen Sinneshaarpolster und Schwerkraftrichtung".
SCHÖNE	1959	Dekapoda	Untersuchung über Orientierungsmechanismen (Statolithenorgane und optische Lageapparate).
COHEN	1960	Homarus americanus	Morph. Teil s. 1955. Elektrophysiologische Untersuchung der Statolithen- und Fadenhaare (Accelerationsrezeptoren).
SCHÖNE und SCHÖNE	1967	Palinurus argus	Untersuchung über ergänzende Funktion von Statocyste und Propriozeptoren der Antennulae.
SCHÖNE und STEINBRECHT	1968	Astacus fluviatilis	Beschreibung der Mechanorezeptoren in der Statocyste. Sinneshaare mit tonnenförmiger Basis und Haarschaft. 3 Sinneszellen pro Haar. Dendriten gehen proximal von der Haarbasis in "Chorda" über, die an der Lingula sich festsetzt. Funktionell: Hebelkonstruktion des Haares. Art der Umsetzung von Reiz in Erregung: "Zug" an den dendritischen Fortsätzen.
SCHÖNE	1971	Astacus fluviatilis Palaemonetes varians	Aufklärung der Feinstruktur der Sinneshaare in der Statocyste und deren Arbeitsweise. Statocyste und Propriozeptoren der Antennulae beeinflussen sich. Art der Umsetzung von Reiz in Erregung: "Zug" an den dendritischen Fortsätzen. Ort der Umsetzung von Reiz in Erregung wahrscheinlich in der Region der Cilienwurzeln.

B. Material und Methoden

Als Untersuchungsmaterial diente *Neomysis integer*, Leach (1814) = *Neomysis vulgaris*, Thompson (1828), einer der häufigsten Vertreter der Mysidacea/Peracarida, Crustacea der Nord- und Ostsee (eine autökologische Studie von *Neomysis vulgaris* s. OTTO KINNE 1955). Die meist 1 bis selten 2 cm langen Tiere wurden aus dem Berliner Aquarium bezogen, wo sie ein bis zwei Mal die Woche aus Büsum kommend an Korallenfische verfüttert werden. Das Material wurde im Berliner Aquarium in einer Mischung von Nordseewasser und künstlich hergestelltem Meerwasser 1:1 in Wannen mit Belüftungssystem gehalten. Von 350 Tieren wurden 500 Statocysten präpariert, von denen 200 für elektronenmikroskopische Untersuchungen und 50 für lichtmikroskopische Untersuchungen eingebettet wurden.

a) Lichtmikroskopische Methoden (ADAM und CZIHAK 1964)

Für lichtmikroskopische Schnittserien wurden den Tieren die Uropoden amputiert und sowohl das Telson als auch die Exopoditen herausgeschnitten. Die Gewebestückchen wurden in BOUIN-DUBOSQUE-BRASIL und CARNOY fixiert, in Alkohol entwässert und in Paraffin-Paraplast 1:1 eingebettet. Es wurden 7μ dicke Schnitte angefertigt. Die Schnittfärbung erfolgte mit Hämatoxylin-Chromotrop (nach DELAFIELD). Außerdem wurden Seriendickschnitte ($1 - 2\mu$) am REICHERT ULTROTOME Om U2 hergestellt von Blöckchen, die für die Elektronenmikroskopie bestimmt waren. Die Färbung erfolgte nach RICHARDSON et al. (1960) mit 1-prozentiger Perjodsäure 5 Min. und 1-prozentigem Mallory's Azur II (1:1-Gemisch von 1-prozentigem Borax in 1-prozentigem Methylenblau) 5 Min. Diese Methode ergab kontrastreichere Schnitte als die nach der herkömmlichen Methode nach DELAFIELD. Zur Auswertung der Ergebnisse wurden nur Schnittserien dieser Färbemethode verwendet.

Außerdem wurde den Tieren, um die Öffnung der Statocyste nachzuweisen, der Schwanz in einer 0,5 % Toluidinblau-Lösung etwa im Bereich des Hügels vorsichtig zusammengepreßt und wieder losgelassen, so daß die Farblösung durch die Öffnung der Cyste einfließen konnte.

b) Elektronenmikroskopische Methoden

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung wurden den Tieren im Puffergemisch pH 7,4 die Uropoden amputiert, TELSON und Exopodite abgeschnitten und die beiden Endopoditen voneinander und vom Abdomen getrennt. Die Dauer der Präparation betrug bis zu 1 Min. Die Gewebestückchen wurden nach drei verschiedenen Methoden fixiert.

1. Fixierung bei 4 °C in 2 % Osmiumsäure in 0,1 M Phosphatpuffer nach SÖRENSEN (pH 7,4 durch einen Zusatz von 23,306 g NaCl/l an 945 mosm angeglichen). Dauer der Fixierung 1 1/2 Stunden.
2. Fixierung bei 4 °C in 2 % Osmiumsäure in 0,1 M Phosphatpuffer nach SABATINI (et al. 1963) (pH 7,4 durch einen Zusatz von 22,999 g NaCl/l an 945 mosm angeglichen). Dauer der Fixierung 1 - 1 1/2 Stunden.
3. Vorfixierung bei 4 °C in 2,5 % Glutaraldehyd in 0,1 M Phosphatpuffer nach SABATINI (et al. 1963). Dauer der Vorfixierung 2 Stunden.
Nachfixierung bei 4 °C in 1 % Osmiumsäure in Veronal-Acetat-Puffer nach PALADE (1952) (pH 7,4 durch einen Zusatz von 23,096 g NaCl/l an 945 mosm angeglichen). Dauer der Nachfixierung 1 - 1 1/2 Stunden.

Es zeigte sich eine schlechte Zellerhaltung ohne osmotische Veränderung der Fixierflüssigkeit. Die Osmolarität von 945 mosm (ermittelt aus 4 Messungen für Meerwasser) wurde mit einem Halbmikroosmometer der Firma KNAUER ermittelt. Die beste Erhaltung des Gewebes wurde durch 2 % Osmiumsäure und Phosphatpuffer nach SABATINI et al. (1963) erreicht.

Die Objekte wurden nach Entwässerung mit unvergälltem

Alkohol über Propylenoxid in Araldit M (GLAUERT und GLAUERT 1958) eingebettet. Es wurden mit Glasmessern mit einem Winkel von 45° zwischen 400-650 Å dicke Schnitte an einem REICHERT-ULTRATOME O₁ U₂ angefertigt und auf Kupfernetzen mit einem Formvarfilm (REIMER 1967) aufgefangen. Die Schnitte wurden 1 1/2 Stunden mit Uranylacetat (STRUGGER 1956) und 40 Minuten mit Bleicitrat (REYNOLDS 1963) nachkontrastiert. Eine kürzere Zeit für Bleicitrat (REYNOLDS 1963) hatte eine zu schwache Kontrastierung zur Folge.

Insgesamt wurden 1220 elektronenmikroskopische Aufnahmen gemacht.

Ich möchte hinzufügen, daß sich im Laufe der Arbeit nicht geringe technische Schwierigkeiten einstellten. Sie bestanden darin, daß der Statolith, wenn er mitgeschnitten wurde, alle Schnitte zerriß, wenn er herauspräpariert wurde, das Risiko eingegangen werden mußte, die Spitzen der Haare nicht mitzuschneiden bzw. sie bei der Präparation herauszureißen. Als beste Lösung ergab sich, das Objekt so zu orientieren, daß von ventral geschnitten wurde, d.h. daß der Stein tief im Objekt lag, so daß Sinnesbügel und -haare zuerst geschnitten wurden.

Isolierte, unfixierte Steine wurden mit einer Cahn-Graham Elektrobalance, Meßbereich 1 mg, gewogen.

c) Rasterelektronenmikroskopische Methoden

Für die Untersuchungen mit dem Stereoscan-Mikroskop wurden die Statocysten von dorsal aufpräpariert und der Stein in den meisten Fällen abpräpariert und umgedreht.

Es wurden sowohl unfixierte als auch in BOUIN-DUBOSQUE-BRASIL fixierte, in Alkohol entwässerte Objekte mit Gold bedampft. Die Aufnahmen wurden bei Strahlspannungen von 30 KV aufgenommen. Die Untersuchungen wurden in der Technischen Universität Berlin, Abt. Elektronenmikroskopie (Prof. Dr. HELMCKE) an einem Rasterelektro-

nenmikroskop (Stereoscan der Cambridge Instrument Co Ltd., Typ Mark II) durchgeführt, das von der "Stiftung Volkswagenwerk" gespendet wurde.

C. Biologie von Neomysis integer

Die Mysidacea besitzen einen garnelenförmigen Habitus, im Gegensatz zu den Dekapoden, die äußerlich verschiedene Typen umfassen (hummerartig langschwänzige garnelenartige Formen, Einsiedler und Krabben).

Die Mysidaceen leben vorwiegend im Meer, einige im Brackwasser (s. KINNE 1955). Sie leben pelagisch im Gegensatz zu den Dekapoda, deren größte Artenfülle bodenständig ist, außer deren Larven und manchen garnelenartigen Formen.

D. Lage der Statocysten im Tier

Die Statocysten sind bei den Mysidacea beschränkt auf die Familie der Mysidae, die Familie der Lophogastridae besitzt sie nicht.

Im Gegensatz zu den Dekapoda/Malacostraca/Crustacea, die ihre Statocysten im Basalglied der Antennulae besitzen, liegen die paarigen Statocysten der Mysidacea/Malacostraca/Crustacea, Familie Mysidae, in der Wurzel des 6. abdominalen Beinpaares, d.h. an der Basis des Uropoden-Endopoditen (innerer Uropodenast), der zusammen mit dem Exopoditen (äußerer Uropodenast) und dem unpaarigen TELSON den Schwanzfächer bildet (s. Übersichtszeichnung von Neomysis und Herausvergrößerung der Uropoden (Zeichnung 1 a u. b)).

E. Ergebnisse

a) Lichtmikroskopische Ergebnisse

Die wichtigsten lichtmikroskopischen Ergebnisse über die Statocysten und deren Mechanorezeptoren bei Mysidaceen liegen von H.FREY und R.LEUCKART (1847), V.HENSEN (1863), G.O.SARS (1867) und A.BETHE (1895) vor. FREY und LEUCKART, BETHE beschreiben *Mysis flexuosa*, HENSEN *Mysis spinulosa*, SARS *Mysis oculata*; diese Arten gehören alle zur Unterfamilie der Mysinen. Während die Angaben von FREY und LEUCKART, HENSEN und SARS im allgemeinen übereinstimmen, differieren die Angaben BETHEs über Beschreibung des Organs des Statolithen und der Mechanorezeptoren nicht unerheblich von den übrigen Autoren.

Die hier vorliegende Untersuchung für *Neomysis integer*, Leach (1814) schließt sich eng an die von BETHE an. Seine Ergebnisse konnten im allgemeinen bestätigt und um einige Details erweitert werden.

1. Statocyste

Betrachtet man das Tier von der Oberseite, erscheint die Statocyste eiförmig in der Längsachse des Tieres orientiert. Diese Angabe stimmt mit BETHE für *Mysis flexuosa* überein. Nach distal verläuft der Hohlraum der Statocyste spitz zu. Sie zeigt sich auf Längsschnitten nach oben gewölbt, nach unten relativ flach. Auf Querschnitten hat sie eine nierenförmige Gestalt.

Am Nierenpol befindet sich der Sinneshügel. Dieser liegt lateral um ca. 450 gegenüber der Sagittalebene geneigt.

Die Maße der Statocysten betragen bei einer durchschnittlichen Gesamtlänge des Tieres von 1 cm:

1) Größte Länge ca. 400 μ , 2) Breite bis 340 μ im Bereich des Sinneshügels, 3) Höhe 240 μ .

Die Statocyste wird von einer Cuticula ausgekleidet, die von einem einschichtigen flachen Epithel gebildet wird, das nur am Sinneshügel verdickt erscheint.

Die mittlere Dicke des Epithels beträgt $1-2\mu$. Die Statocystenwand ist vom Außenepithel des Endopoditen durch breite Zwischenräume von Haemolymphe getrennt. Sie scheinen zuweilen durch Bindegewebsbrücken verbunden zu sein. Die Cuticula des Endopoditen (Außencuticula) hat eine Dicke von ca. $2-4\mu$, die Cuticula der Statocyste (Innencuticula) eine Dicke von ca. $0,5\mu$, im Bereich des Sinneshügels ist sie ca. 1μ dick. BETHE gibt bei *Mysis flexuosa* für die gesamte Cuticula der Statocyste (Innencuticula), die die Statocyste mit dem Sinneshügel überzieht, $1/4$ der Dicke der Cuticula des Endopoditen (Außencuticula) an.

Die Höhlung soll eine kleine Öffnung zur Außenwelt an der Außenseite des Endopoditen besitzen, die am distalen Ende der Statocyste liegt (BETHE 1895 für *Mysis flexuosa*). FREY und LEUCKART (1847), HENSEN (1863) für *Mysis spinulosa* geben dagegen an, daß die Statocyste geschlossen sei, folglich nicht mit der Außenwelt kommuniziere. HENSEN beschreibt für *Mysis spinulosa* an der Stelle, an der sich nach BETHE die Öffnung befinden soll, eine Rinne, die er als Ort der Einstülpung der Statocyste bei der Entwicklung definiert (s. HENSEN, Fig. 10). In der hier vorliegenden Untersuchung wurde auf lichtmikroskopischen Schnitten keine Öffnung gefunden. Außerdem wurden lebenden Tieren in einer 0,5 % Toluidinblaulösung die Uropoden im Bereich des Steines langsam zusammengepreßt und wieder losgelassen. Bei einer einfachen Öffnung wäre anzunehmen, daß bei einer derartigen Manipulation Farbblösung in das Statocystenlumen eingesaugt werden müßte, was aber nicht der Fall war. Dennoch könnte eine Öffnung vorhanden sein (s. rasterelektronenmikroskopischer Teil).

2. Statolith

Die Form der Statolithen von *Neomysis integer* ist denen von *Mysis flexuosa* (FREY u. LEUCKART 1847, BETHE 1895), *Mysis spinulosa* (HENSEN

1863), *Mysis oculata* (SARS 1867) sehr ähnlich. Der Statolith ist drehrund, auf der Unterlage zum Hügel zeigt er eine Eindellung.

Auf Quer- und Längsschnitten bzw. von der Seite sieht er deshalb schwach nieren- oder kappenförmig aus.

Der Stein ruht flach mit der Eindellung auf dem Sinnes-
hügel. Da dieser aber um ca. 45° gegenüber der Sagittalebene geneigt ist, zeigt auch der Stein eine entsprechende Neigung. Er liegt außerdem wegen der lateralen Lage des Sinneshügels ungefähr in der Mitte der Statocyste.

Der Durchmesser der Steine variiert erheblich; ein Stein kann nahezu doppelt so groß sein wie ein anderer, was wahrscheinlich vom Alter der Tiere sowie vor allem vom Zeitpunkt der Häutung der Tiere abhängt. Der gemittelte Durchmesser ergab 120-140 μ . HENSEN gibt bei *Mysis spinulosa* einen Durchmesser von 0,084 mm - 0,21 mm, FREY und LEUCKART geben einen Längsdurchmesser bis zu 0,5 mm für *Mysis flexuosa* an, BETHEs größte Steine sind bei *Mysis flexuosa* 0,3 - 0,33 mm lang. Eine zentrale nadelförmige Hervorragung auf der Oberseite des Steines, wie sie FREY und LEUCKART (1847) für *Mysis flexuosa* und HENSEN (1863) für *Mysis spinulosa* beschreiben, habe ich in Übereinstimmung mit BETHE bei den untersuchten Arten nicht gesehen.

Der Stein ist deutlich 2-schichtig; die innere Schicht soll organisches, die äußere anorganisches Material enthalten. FREY und LEUCKART (1847), HENSEN (1863) und BETHE (1895) haben die Steine einer chemischen Untersuchung unterzogen; es wurde festgestellt, daß die anorganische Substanz des Statolithen CaF_2 enthält.

20 Steine wurden in der hier vorliegenden Untersuchung gemessen und ergaben ein ca.-Gewicht von 1120 μg , d.h. ein Stein wiegt ca. 56 μg . BETHE fand nur ein Gewicht von 13 μg pro Stein, da er sie vorher gegläht und getrocknet hatte.

3. Sinneshügel und Sinneshaare

Wie schon oben beschrieben, liegt der Sinneshügel nicht genau ventral auf dem Boden der Höhle, sondern ist nach lateral verschoben und liegt halb auf der seitlichen Wand der Statocyste. Er markiert sich auf der Außenseite der Statocyste durch eine Einbuchtung des Epithels der Statocystenwand.

Am Sinneshügel ist die Statocystenwand einschließlich ihres Epithels nicht gegenüber der übrigen Statocyste verändert. Lediglich die Haemolymphräume sind verbreitert, so daß der Sinneshügel gegenüber dem anderen Epithel verdickt erscheint.

Im Zentrum des Hügels ist die Statocystenwand verdickt ($10-12\mu$) dadurch, daß Drüsenzellen in das Epithel eingebettet und die Zellen prall mit Vesikeln gefüllt sind (s. Abb.20 und Abb.3 (Zeichnung 2)). Ähnliche Drüsenzellen sind u.a. von PRENTISS (1901), KINZIG (1919), LANG and YONGE (1935) in Statocysten von Dekapodenkrebsen beschrieben worden.

Die Cuticula der Statocyste (Innencuticula) mißt im Bereich des Sinneshügels 1μ , im gesamten übrigen Bereich nur $0,5\mu$.

Aus gemittelten Werten ergibt sich, daß der Hügel an der Basis $220-240\mu$ lang, $140-160\mu$ breit ist und $40-60\mu$ hoch (s. Abbn.4 u. 5). Er verschmälert sich nach oben und bildet ein Plateau aus, das etwa $120-150\mu$ lang, $100-120\mu$ breit ist. Während BETHE (1895) den Sinneshügel von *Mysis flexuosa* in gleicher Weise ohne Angabe von Meßwerten beschreibt, geben FREY und LEUCKART (1847), HENSEN (1863) und SARS (1867) für die untersuchten Arten keine näheren Einzelheiten über die Morphologie des Sinneshügels an.

Die Sinneshaare stehen auf dem Sinneshügel in einer Reihe, auf manchen Schnitten sind einige Haare hintereinander zu sehen (s. Abb.6, Zeichnung 3). BETHE gibt für *Mysis flexuosa* an, daß die Haare in zwei Reihen

auf Lücke stehen. Der Abstand der Haare nebeneinander mißt 2-6 μ . HENSEN (1863) gibt für *Mysis spinulosa* an, daß die Haare im allgemeinen in einer Reihe stehen, daß sie jedoch gegenüber der Öffnung des Kreises in 2 und 3 Reihen stehen. BETHE (1895) kann das seiner Meinung nach dahingehend berichtigen, daß gegenüber der haarfreien Stelle "die Haare so dicht beisammen stehen, daß einzelne aus dem Zusammenhang gedrängt werden und eine 3-zeilige Aufstellung vorgetäuscht wird".

Die Anordnung der Haare auf dem Sinneshügel ist bei *Neomysis* hufeisenförmig, etwas weniger als ein $3/4$ -Kreis, $\varnothing$ 170 μ . In der Mitte des Hufeisens ruht der Stein. Die Öffnung des Hufeisens zeigt bei *N e o - m y s i s* nach innen und hinten (distalwärts).

HENSEN (1863) gibt für seine untersuchte Art eine Bogenlinie von einem $2/3$ -Kreis für die Anordnung der Sinnshaare an. In der hier vorliegenden Untersuchung sind max. 30 Haare gezählt worden. FREY und LEUCKART (1847) geben für *Mysis flexuosa* 44-45 an, BETHE (1895) 57-60 für 2 Reihen, HENSEN (1863) für *Mysis spinulosa* 57. Außerdem berichten die soeben genannten Autoren von 5 größeren Haaren, die durch einen kleinen Zwischenraum von den übrigen getrennt sind. In der hier vorliegenden Untersuchung besitzen alle Haare auf elektronenmikroskopischen Schnitten etwa den gleichen Durchmesser.

Auf dem Sinneshügel stehen die Haare radiär in sämtlichen Richtungen. Sie verlassen den Sinneshügel jedoch nicht ganz senkrecht zur Sinneshügeloberfläche, sondern ziehen alle etwas schräg heraus. Dabei sind die vorderen Haare nach lateral, die lateralen nach caudal und die caudalen nach medial gerichtet. Nach ca. 4 μ knicken sie in Richtung Steinzentrum ab.

BETHE (1895) beschreibt für *Mysis flexuosa* Kanäle im Stein in 2 Reihen, die auf Lücke stehen und in die die

Haare ziehen sollen. HENSEN (1863) berichtet für *Mysis spinulosa* von "Lücken" in den Steinen. Diese Angaben treffen ebenfalls für die hier vorliegende Untersuchung zu. Auf Bildern eines Totalpräparates und auf rasterelektronenmikroskopischen Bildern sind Kanäle zu sehen (s. Abb.7 und 12).

Der Abstand des Haares vom Stein mißt ca. $15-25\mu$. Der Haarschaft läßt sich in 3 Abschnitte unterteilen: einen proximalen, von der Basis bis zum Knick reichenden Teil (Länge des Haares in diesem Abschnitt $4-6\mu$, Breite $2-4\mu$); einen mittleren, vom Umknickpunkt des Haares ab gerechneten dickeren Teil, Länge $17-20\mu$, Breite 3μ . Distal schließt sich ein zum Stein ziehender und dort endigender, sich verjüngender Teil, Länge $23-25\mu$, Breite ca. $1-2\mu$ an. Insgesamt hat der Haarschaft eine ungefähre Länge von $40-50\mu$ (s. Abb.8). HENSEN (1863) gibt für *Mysis spinulosa* eine Länge von $60-80\mu$ an.

Ein allgemeiner Bau der Sinneshaare mit einem größeren und kleineren Wulst ("Zahn", "Gegenzahn") in Höhe der Haarbasis und einer "Lingula", die dem Gegenzahn gegenüberliegt und zungenartig in das Lumen der Haarbasis hineinragt - wie es HENSEN (1863) sowohl für *Mysis spinulosa* als auch für zahlreiche Dekapodenkrebse angibt (s. auch KINZIG 1919) - ist in der hier vorliegenden Untersuchung nicht gefunden worden. Lediglich zeigt sich auf Längsschnitten durch den Sinneshügel, daß die Knickinnenseite einiger Haare verdickt erscheint (s. Abb.9). Die Basis der Haare ist etwas verbreitert (Durchmesser ca. 4μ) im Vergleich zu dem übrigen Haarschaft ($1-2\mu$). HENSEN (1863) gibt für *Mysis spinulosa* einen Durchmesser von $3-4\mu$ an.

Auf manchen Schnitten sieht man, daß die Basis einiger Haare ballonartig aufgetrieben zu sein scheint (s. Abb.4 und 9), das entspricht aber nicht der Norm und ist eventuell auf Schnittrichtung bzw. Häutungsvorgänge zurückzuführen.

Die Sinnesfortsätze kommen aus der Tiefe des Hügels und ziehen für die cranial gelegenen Sinneshaare weitgehend senkrecht von der Epidermis der Außenwand des Endopoditen zur Cuticula der Statocystenwand (Innencuticula), für die caudal gelegenen Sinneshaare weitgehend schräg von der Epidermis der Außenwand des Endopoditen zur Cuticula der Statocystenwand (Innencuticula).

Auf Abb.4, einem Längsschnitt durch den Sinnes Hügel, sieht man einen Dendriten, der auf beiden Seiten von einer Scheide umgeben ist. Sie ist im Lichtmikroskop kräftig blau gefärbt und entspricht der Färbung der Cuticula. Es handelt sich hierbei um die auch von anderen Autoren bei Insektensensillen beschriebene cuticuläre Scheide. Diese ist unter 1μ dick. Um diese cuticuläre Scheide liegen auf beiden Seiten von ihr Zellen mit länglichen Kernen, die einen "Balken" zwischen Cuticula der Statocystenwand (Innencuticula) und Epidermis der Außenwand des Endopoditen bilden (Abb.4). Es könnte sich hierbei um die Hüllzellen der Sinnesfortsätze handeln.

Die Sinneszellen werden mit der hier vorliegenden Färbemethode nicht speziell angefärbt. Daher kann eine sichere Zuordnung der Sinneszellen lichtmikroskopisch nicht erfolgen. Der Lage nach müssen jedoch die in Abb.4 mit SZ bezeichneten Zellen die Sinneszellen sein. BETHE (1895) hat bei *Mysis flexuosa* mit der Golgischen Chromsilber-Methode geglaubt, eine Sinneszelle pro Haar gesehen zu haben. Wieviel Sinneszellen bei der hier vorliegenden Untersuchung vorhanden sind, darüber gibt jedoch erst die elektronenmikroskopische Untersuchung Auskunft.

BETHE (1895) konnte außerdem beim *Mysis flexuosa* den "Nerv" bis an die Spitze der Sinneshaare verfolgen. HENSEN (1863) gibt für *Mysis spinulosa* an, daß die "Chorda", ein chitineriger Fortsatz, der von ihm als distaler Ausläufer der Sinneszellen gedeutet wird, an der sogenannten "Lingula" (s. elektronenmikroskopi-

scher Teil) festsetzt. Auf diese Angaben wird noch im elektronenmikroskopischen Teil näher eingegangen.

b) Rasterelektronenmikroskopische Ergebnisse

Die lichtmikroskopischen Ergebnisse stimmen im allgemeinen mit den rasterelektronenmikroskopischen überein. Die Abbildungen stammen sowohl von in BOUIN-DUBOSQUE-BRASIL fixierten Objekten als auch von unfixierten Objekten.

1. Statocyste und Statolith

Abb.10 zeigt die von dorsal aufgeklappte Höhle eines in BOUIN-DUBOSQUE-BRASIL fixierten Objekts. Die Form der Höhle ist oval. Der Stein ist abpräpariert und umgedreht. Abb.11 zeigt den in BOUIN-DUBOSQUE-BRASIL fixierten Stein, der von einer dünnen Haut überzogen ist. Auf der Unterseite besitzt der Stein eine Vertiefung. Fixierte präparierte Steine (s. Abb.11) zeigen eine dünne Haut, die den Stein umgibt. Es könnte sich hier um ein Artefakt handeln, da nativ bedampfte Steine keine Haut zeigen. Bei unfixierten Steinen sind auf der Unterseite der Steine 26-27 Kanäle im Stein gefunden worden, die hufeisenförmig angeordnet sind (s. Abb.12). Sie entsprechen vermutlich den "Kanälen", die von BETHE (1895) in den Steinen für *Mysis flexuosa* beschrieben worden sind.

Die Sinneshaare ziehen in diese Kanäle, die einen ungefähren $3/4$ -Kreis bilden. Die Hufeisenform wiederholt sich auch an der Unterseite in der Vertiefung des Steines. Die Kanäle unterscheiden sich voneinander im Durchmesser; 5 größere Kanäle haben je einen Durchmesser von $4-6\mu$ und stehen am Rande des ungefähren $3/4$ -Kreises, ein wenig getrennt von den übrigen Kanälen. In der Mitte des ungefähren $3/4$ -Kreises sind 9 kleinere Kanäle abgebildet, s. (Abb.12 u. 19), Durchmesser bis 2μ , die an zwei Stellen gegenüber der Öffnung des $3/4$ -Kreises hintereinander angeordnet zu sein scheinen.

Die den 5 großen Kanälen gegenüberliegenden restlichen Kanäle haben einen Durchmesser von ca. 4μ .

Außerdem ist bei unfixierten Objekten dorsal an der Außenseite des Endopoditen und am hinteren Ende der Statocyste eine von oben gesehene gabel- oder hyperbelförmige Einsenkung der Cuticula zu sehen, Durchmesser $8-12\mu$, die an der Breitseite eine spaltförmige Falte - möglicherweise Öffnung - zu haben scheint (s. Abb.15, 16 u. 17). Es könnte sich hierbei um die von BETHE (1895) beschriebene Öffnung handeln (s. BETHE, Fig.2), die vor ihm u.a. HENSEN (1863) bereits als Rinne deutete (s. HENSEN, Fig.2).

Der sehr kleine Durchmesser der möglichen Öffnung könnte für das Mißlingen des oben (p.14) geschilderten Versuchs verantwortlich sein. Denkbar wäre auch, daß die Falte wie ein Ventil wirkt und das Eindringen der Farblösung verhindert.

2. Sinneshügel und Sinneshaare

Abb.18 zeigt die Haare auf dem Sinneshügel. Die Anordnung der Haare an ihrer Basis erscheint als Bogenlinie. Die Haare scheinen an ihrer Unterlage platt gedrückt und festgeklebt zu sein, was sicherlich auf die Bedampfung zurückzuführen ist. Sie kommen schräg nach hinten wie "Schuppen" aus einer Öffnung heraus.

Sie knicken nach ca. 4μ in einem ungefähren rechten Winkel nach medial ab und ziehen zum Stein hin. Die Basis der Haare erscheint etwas verbreitert. Es folgt distal ein mittlerer Teil des Haares, Länge $20-25\mu$, Breite ca. 3μ , und ein sich anschließender sich verjüngender Teil, Länge ungefähr 20μ , Breite $1-2\mu$. Der Abstand der Haare voneinander beträgt $2,5 - 7\mu$. Bei unfixierten Objekten sieht man fast immer nur einzelne Haare in die Kanäle des Steines ziehen (s. Abb.19), gegenüber der Öffnung des Hufeisens sieht man auch Kanäle und Haare hintereinander angeordnet (s. Abb.19). Die

Haare sind hier durch die Bedampfung meist am Stein festgeklebt, sie haben auf diesen Bildern eine Länge bis zu 15 μ . Ihre vollständige Länge kann jedoch nicht angegeben werden, da sie fast immer abgerissen sind. In der Nähe der Kanäle des Steines haben die Haare im allgemeinen einen Durchmesser von ca. 2 μ .

c) Elektronenmikroskopische Ergebnisse

1. Statocyste

Da das Objekt für elektronenmikroskopische Zwecke sehr groß ist, ist die Statocyste insgesamt nur in vereinzelten Fällen geschnitten worden.

Die Wandung der Statocyste mit ihrem einschichtigen Epithel ist bereits in den lichtmikroskopischen Ergebnissen beschrieben worden und stimmt mit den elektronenmikroskopischen Ergebnissen gut überein. Die Cuticula des Endopoditen (Außencuticula) ist geschichtet und genauso aufgebaut, wie es bei Dekapodenkrebsen bekannt ist (KÜMEL, CLAASSEN, KELLER 1970): eine äußere dünne Lage, die vermutlich der Cuticulinschicht entspricht, ungefähr 400 Å dick; eine zweite dickere Lage, die der Proteinepicuticula entspricht (1,5 μ dick) und eine innerste Lage, die Proticula, die lamelliert ist und auf manchen Schnitten deutlich in Exo- (4 μ dick) und Endocuticula (4 μ dick) zu unterscheiden ist. Die Cuticula der Statocyste (Innencuticula) ist außerhalb des Bereichs des Sinneshügels sehr dünn und nur zweischichtig. Die äußere Schicht (ca. 400-500 Å) entspricht vermutlich der Cuticulinlage. Darunter schließt sich eine bis 0,4 μ dicke Proteinepicuticula an.

Die Zellen, die die Cuticulae bilden, sind Epidermiszellen. Die äußere Zell-Lage hat eine Dicke von ca. 3-9 μ , die innere eine Dicke von 2,5-5 μ . Beide Lagen sind durch eine 5-6 μ breite Schicht von Haemolymphe getrennt. Zuweilen bilden sie untereinander Brücken aus. Die Zellkerne der Epidermiszellen sind oval geformt und haben eine mittlere Dicke von 2-4 μ .

2. Statolith

Der Statolith konnte nicht geschnitten werden, da seine Härte (CaF_2) größer ist als die der Glasmesser, so daß diese sofort unbrauchbar wurden. Außerdem zerbröckelte er regelmäßig und zerstörte dann immer die Objekte.

3. Sinneshügel und Anordnung der Sinneshaare

Die lichtmikroskopischen Ergebnisse der Länge, Breite und Höhe des Sinneshügels konnten durch elektronenmikroskopische Ergebnisse bestätigt werden.

Es ist noch hinzuzufügen, daß die Epithelzellen eine runde bis ovale Form haben. Sie besitzen eine mittlere Dicke von $2-5\mu$.

Die beiden Epithelschichten sind durch pfeilerförmige Ausläufe verbunden. Dadurch wird vermutlich der Abstand zwischen den Epithelien gewahrt.

Außerdem konnten Zellen gefunden werden - wie auch schon im lichtmikroskopischen Teil beschrieben -, die etwa im Zentrum des Hügels, in der Mitte des Hufeisens liegen, Durchmesser $6-9\mu$, und mit ca. $1\frac{1}{2} - 2\mu$ großen Vakuolen angefüllt sind, die zum Teil confluieren. Im Innern der Vakuolen scheint eine sekretartige Substanz ausgeflockt zu sein (s. Abb.20). Die Cuticula, die den Sinneshügel überzieht, zeigt 2 oder 3 Schichtungen, eine äußere dünne bis $400\text{ \AA}$ dicke Cuticulinschicht, an die sich die Proteinepicuticula anschließt ($0,5 - 4\mu$ dick), und eine dritte innere - 6μ dicke Schicht -, die Procuticula, die nicht in Exo- und Endocuticula zu unterscheiden ist.

Die Sinneshaare, die, wie bereits im lichtmikroskopischen Teil erwähnt, hufeisenförmig angeordnet sind, stehen nebeneinander in einem Abstand von ca. $2-6\mu$.

Am proximalen Ende des Hügels befinden sich Bündel von Axonen, Durchmesser $2-4\mu$, die sich zum Statonerv formieren und die annähernd parallel zur Cuticula des Endopoditen (Außencuticula) orientiert sind.

4. Aufbau des Sensillum und dazugehörige Definitionen

Bei den mechanorezeptorischen Sinneshaaren in der Statocyste von *Neomysis integer* handelt es sich um ein Sensillum aus 2 Sinneszellen, wobei aus jeder Sinneszelle ein Dendrit am distalen Zellpol entspringt, und 1-3 (6) Hüllzellen. 2 Hüllzellen treten im proximalen Dendriten auf, 1 bzw. weitere 4 Hüllzellen treten zusätzlich im distalen Dendriten auf. Es ist nicht genau anzugeben, ob es sich um Anschnitte einer oder mehrerer Hüllzellen handelt, da sich die Hüllzellen überlappen.

Die Beschreibung des Sensillum soll von proximal nach distal erfolgen. Der Dendrit wird von Beginn der Bildung des Sinnesfortsatzes bis zum Basalkörper "proximaler Dendrit" (pD), von Beginn des Sinnesciliums an "distaler Dendrit" (dD) genannt, und zwar in Anlehnung an die Termini für Insektensensillen: Proximales oder inneres Segment oder Glied und distales oder äußeres Segment oder Glied, welches durch eine Cilienstruktur vom proximalen Segment getrennt wird. Einige Autoren bezeichnen diese Cilienstruktur zusätzlich als ciliäres Segment oder Glied, u.a. WHITEAR (1962), SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) für Mechanorezeptoren bei Dekapodenkrebsen, MOULINS (1968), BLANEY, CHAPMAN, COOK (1971) für Insektensensillen.

Eine exakte Längenangabe von dem Sensillum kann nur ungefähr angegeben werden, weil die Sensillen schräg aus dem Hügel heraustreten und dann abknicken. Das Sensillum hat eine ungefähre Länge von 120-140 μ .

Es sei darauf hingewiesen, daß an dieser Stelle in erster Linie das Sensillum häutungsferner Stadien (voll entwickelte Haarbildung) besprochen wird; die häutungsnahen Stadien (Haarbildungsstadien) sollen im Anhang beschrieben werden.

I. Sinneszellkörper

Die paarigen Zellkörper mit je einem am distalen Zellpol entspringenden Dendriten liegen etwa $50-80\mu$ von der Basis des "freien" Haares entfernt und nach proximal verlagert. Zellkörper und Nuclei sind meist oval geformt; die mittleren Durchmesser im Bereich der relativ kräftigen, große Teile des Zellkörpers einnehmenden Nuclei liegen zwischen 6μ und 8μ , weiter distal nur bis zu $2,5\mu$ (s. auch Abb.21, Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 14).

Die Zellkörper mit den Nuclei sind nur durch schmale Sinneszellhüllzellen (SCHMIDT 1969) - oder auch Gliazellen (SCHMIDT u. GNATZY 1971, 1972), Cellules gliales (MOULINS 1968) oder Schwann Cells (GRAY 1960) genannt - getrennt ($\varnothing$ bis $0,13\mu$) und umgeben sowohl das Soma als auch proximal die Axone der bipolaren Sinneszellen, die den Statonerv bilden (s. Abb.22).

Das Cytoplasma der Sinneszellen ist im Gegensatz zum elektronendichten Plasma des distalen Ausläufers der Gliazellen wenig strukturiert; es enthält eine Anzahl von Mikrotubuli, freien Ribosomen, die in kleinen Gruppen auftreten, sowie zahlreiche auf den Nucleus zeigende Mitochondrien, die bis zu $1,5\mu$ lang und in der Regel $0,3\mu$ breit sind.

II. Proximaler Dendrit

α) Region der Cilienwurzel

Abb.24 und Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 13, zeigen den distalen Ausläufer der Gliazellen. Schnitte aus dieser Region zeigen, daß hier eine weitere Zelle auftritt, die in enger Beziehung zu den Dendriten steht. Sie ist u.a. auf Abb.23 als Hüllzelle H_1 bezeichnet. Auf Längsschnitten, Abb.24, sieht man in H_1 eine elektronendichte Substanz, die aus vielen längsverlaufenden Elementen besteht. Auf Querschnitten, s. auch Abb.23, zeigt es sich, daß die Struktur netzartig ver-

zweigt erscheint.

Elektronendichte Strukturen in der Hüllzelle H_1 sind bei Insekten von SCHMIDT (1969) in Skolopidien von Chrysopa, von CORBIERE-TICHANE (1971) in Chordotonalorganen der Larve von Speophyes (Coleoptera) beschrieben worden.

Die innere Hüllzelle H_1 umkleidet weiter distal die distalen Ausläufer der Sinneszellen. Diese sind hier noch unregelmäßig geformt und besitzen noch nicht die spätere Rundung. Sie beinhalten die üblichen Zellbestandteile, und ihr cytoplasmatischer Inhalt entspricht weitgehend den schon im Perikaryon beschriebenen Mitochondrien, Mikrotubuli und dem endoplasmatischen Retikulum. Es ist bereits ein elektronendichter Zentralkörper mit Querstreifung in den proximalen Dendriten angeschnitten, - die Cilienwurzel -, bereits von GRAY (1960) als "root" bezeichnet. Die Cilienwurzeln sollen weiter distal durch Vereinigung von Wurzelfäden, die aus dem Basalkörper entspringen, entstehen (HANSEN und HEUMANN 1971, SCHMIDT (1969)).

WOLFF (1969) findet jedoch bei den Cilien der Haarzellen in den Statocysten von Pulmonaten/Mollusken eine nicht-quergestreifte Cilienwurzel.

Außerdem sind Cilienwurzeln bei Insektensensillen von CORBIERE-TICHANE (1971), SCHMIDT (1969), BLANEY and CHAPMAN (1969) sowie auch in Mechanorezeptoren bei Dekapodenkrebsen WHITEAR (1962), SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) beschrieben worden. Die Querstreifung der Cilienwurzeln zeigt eine Hauptperiode von 650 Å in Übereinstimmung mit den Autoren SCHMIDT (1969) (630 bis 650 Å), BLANEY and CHAPMAN (1969) (800 Å), HANSEN und HEUMANN (1971) (etwa 600 Å) bei Insektensensillen, WHITEAR (1962) (700 Å) bei Mechanorezeptoren von Dekapodenkrebsen (s. Abb.25 (Zeichnung 5) und Abb.26). Diese Autoren geben eine - innerhalb der einzelnen Hauptperioden - asymmetrische Querstreifung an. Diese Asymmetrie soll für Kollagen typisch sein. Nach FAWCETT (1961) soll

len die Cilienwurzeln aus einem kollagenartigen Protein bestehen. In der hier vorliegenden Untersuchung ist eine zusätzliche, innerhalb der einzelnen Hauptperioden symmetrische (je $325 \text{ \AA}$) auftretende Querstreifung gefunden worden, wie sie auch von CORBIERE-TICHANE (1971) bei Chordotonalorganen der Kopfstücke der Larve *Speophyes lucidulus* (Abb.4b) beschrieben worden ist.

Der Durchmesser der runden Cilienwurzel nimmt distal auf $0,25 \mu$, maximal bis $0,35 \mu$ zu. In diesem Bereich sind die Ausläufer der Gliazellen nicht mehr angeschnitten. Es ist nur die Hüllzelle H_1 (Dicke $0,7 \mu - 0,9 \mu$) vorhanden, die die Sinnesfortsätze, die jetzt aneinander liegen und sich etwas verjüngt haben, ringförmig umschließt. Die kappenförmig angeordnete elektronendichte Struktur nimmt bis zu $0,7 \mu$ im Durchmesser zu. Desmosomen vom Zonula adhaerens-Typ befinden sich auf Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 13, zwischen proximalen Dendriten und dem distalen Ausläufer der Gliazellen, zwischen proximalen Dendriten und der Hüllzelle H_1 (Querschnitt 12), und zwar vorwiegend in Höhe der elektronendichten Struktur und zwischen H_1 und H_2 gleichfalls in Höhe der elektronendichten Struktur. Septierte Desmosomen finden sich, wenn die Membran in einem einwandfreien Querschnitt getroffen ist, zwischen den Hüllzellen, die die Dendriten umgeben (Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 13, Querschnitt 12, 11, 10, 9, Abbn.30, 31).

B) Region des Basalkörpers und Beginn des distalen Dendriten ($9 \times 2 + 0$ (2) Struktur)

Am Basalkörper erfolgt der Übergang vom proximalen zum distalen Dendriten (Abb.27, Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 11).

Die Cilienwurzeln, die bisher im Querschnitt einen massiven, zentralen quergestreiften Körper darstellten, verschmälern sich im Durchmesser bis zu $0,2 \mu$ und höhlen sich in ihrem Zentrum aus. Es entstehen proximal 9 Wurzel-

fäden, die auch von SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) bei Mechanorezeptoren in der Statocyste von *Astacus* / Dekapodenkrebse beschrieben sind.

Der Durchmesser der Basalkörper mißt 0,2-0,3 μ . THURM (1964), MOULINS (1968), ERNST (1969), SCHMIDT (1969), SCHMIDT und GNATZY (1971/72), BLANEY and CHAPMAN (1972), HANSEN und HEUMANN (1971), für Insektensensillen, geben 2 Basalkörper (einen proximalen und einen distalen) an. Die Mechanorezeptoren von *Neomysis integer* scheinen nur einen Basalkörper in Übereinstimmung mit WOLFF (1969) bei Mechanorezeptoren in der Statocyste von *Limax* und *Arion* (Pulmonata-Mollusken) zu besitzen.

Apikal entspringen 9x2+0 (2) röhrenförmig erscheinende, paarweise miteinander verklebte Doppeltubuli zu einem kurzen ciliären Verlauf (Beginn des distalen Dendriten) (s. Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 10). Die peripheren und ringförmig angeordneten Doppeltubuli besitzen einen Längsdurchmesser von 300 Å, einen Querdurchmesser von ca. 200 Å (s. Abb.28). Eine zentrale Struktur, die vielleicht zentralen Tubuli entspricht, erscheint auf wenigen Schnitten (s. Abb.29).

Sog. "arms", Fortsätze an den Tubuli, die 1967 von GIBBONS als Sitz einer ATPase (= Dynein) bezeichnet wurden und wie sie auch SCHMIDT (1969) sowie CORBIERE-TICHANE (1971) bei Insektensensillen beschrieben haben, sind in der hier vorliegenden Untersuchung nicht gefunden worden.

In der proximalen Region des Basalkörpers, in der die Wurzelfäden zu einem Ring ausgebildet sind, sind die proximalen dendritischen Fortsätze, die ihren Durchmesser bis 0,3 μ verringern, getrennt und von einem stark erweiterten, im Querschnitt unregelmäßig geformten Sensillenliquo I (Sl_1) (ERNST 1969) umgeben. Er enthält flockiges Material. Bereits Abb.27, Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 11, zeigen den Beginn der Entstehung des Sensillenliquors I (Sl_1) zwischen den proximalen Dendriten und H_1 . Auf Abb.27,30, Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 10 und 11, ist der Sensillenliquo I (Sl_1),

in dem die beiden proximalen Dendriten nebeneinander liegen, zu sehen. Auf Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 9, verringert er sich im Durchmesser.

Ein Sensillenliquor I (Sl_1) (ERNST 1969), wie er in der Region des Basalkörpers vorkommt, dort seine größte Erweiterung erfährt und sich nach distal wieder im Durchmesser verringert bis zum Verschwinden auf Abb.36, ist sowohl von SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) bei Mechanorezeptoren in der Statocyste von *Astacus*/Dekapodenkrebse als auch von WHITEAR (1962) bei Chordotonalorganen von *Carcinus maenas*/Dekapodenkrebse beschrieben worden.

Anstelle der Bezeichnung Sensillenliquor I (Sl_1) (ERNST 1969) wird von den Autoren von Insektensensillen auch der Ausdruck "innerer Liquorraum" (ALTNER et al. 1970), "Sensillenlymphraum I" (HANSEN und HEUMANN 1971) verwendet. Mit "innerer Liquorraum" (Sensillenliquor I, Sensillenlymphraum I) wird dabei der Raum im Bereich des Sinnesciliums bezeichnet.

Auf Abb.27 (Region des Basalkörpers) und Abbn. 28, 29 (Beginn des distalen Dendriten) ist deutlich die innere Hüllzelle H_1 zu erkennen, die die Dendriten ringförmig umgibt, Dicke $0,25 - 1,5/\mu$.

Die kappenförmige elektronendichte Struktur paßt sich der Form der Hüllzelle H_1 an. Sie nimmt an Dicke zu ($0,7 - 1,2/\mu$).

In dieser Höhe ist bereits ein schmaler Saum einer zweiten Hüllzelle H_2 angeschnitten. Er ist $0,3/\mu$ dick und umgreift die Hüllzelle in einem $1/4 - 3/4$ -Kreis.

Die Hüllzellen enthalten auffällige Golgiapparate, die kräftig aktiv zu sein scheinen (s. Abbn.30, 31). In H_1 (Abb.30) sieht man von diesem abgeschnürte Vesikel, die vielleicht die elektronendichte Struktur in H_1 bilden könnten.

Außerdem treten Mikrotubuli und wenige bzw. im ciliären Abschnitt (Beginn des distalen Dendriten) keine Mitochon-

drien auf.

Auf Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 10, ist der Zellkern der inneren Hüllzelle H_1 angeschnitten.

III. Distaler Dendrit

α) Region der Cilienenerweiterung

Die ringförmige Anordnung der Doppeltubuli ist nur im proximalen Teil des distalen Dendriten vorhanden; weiter distal in einer Übergangszone liegen ungeordnet ca. 9 ciliäre Doppeltubuli und 2 einfache Tubuli vor (s. Abb.31). Die Doppeltubuli messen im Querschnitt $200 \times 300 \text{ \AA}$. Der Durchmesser der Dendriten beträgt bis zu $0,12 \mu$. Sie liegen eng aneinander und füllen fast den ganzen extrazellulären Raum aus (s. Abb.31).

Auf Abb.32 sieht man, daß die distalen dendritischen Fortsätze an Durchmesser zunehmen ($0,2 - 0,5 \mu$) (s. Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 7, 8).

Eine Vielzahl einzeln verlaufender Mikrotubuli tritt auf, Doppeltubuli scheinen nicht mehr vorhanden zu sein. Es wurden bis 132 Stück gezählt (s. Abb.32). Sie besitzen alle den gleichen Durchmesser von ca. $100-150 \text{ \AA}$ (s. Abb.32).

An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß die beiden nebeneinanderliegenden Dendriten häufig eine in Höhe der Abb.31, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 8, unterschiedliche Größe haben, nicht jedoch im Bereich der Cilienwurzel oder im Bereich des freien Haares.

In dieser Ebene fand ich bei einer Anzahl von Dendriten spezifische Innenstrukturen in Höhe des Blockdiagramms ($\varnothing 0,5 \mu$) und Querschnittes 7, Abb.51 (Zeichnung 4a), Abbn.34, 35. Eine ähnliche kompakte, quaderartige elektronendichte Struktur im distalen Dendriten ist von SCHMIDT (1969) beschrieben worden. Sie ist nach SCHMIDT (1969) als Variante des Tubularkörpers anzusehen. Ich bin nicht sicher, ob bei meinem Objekt wirklich in allen Sin-

nesfortsätzen derartige Strukturen auftreten; ich nehme an, daß das relativ seltene Auftreten dieser Struktur daran liegt, daß sie nur in einem kleinen Bereich des sehr langen Dendriten erscheint.

Die Dendriten werden sowohl von H_1 ($0,2\mu$ dick, Abb.31) als auch im proximalen Teil der distalen Dendriten von H_2 ($0,5 - 1,5\mu$ dick) ringförmig umschlossen.

Auf Abb.31 sieht man den Sensillenliquor I zwischen H_1 und den distalen Dendriten verschmälert.

Die elektronendichte Struktur in H_1 , die noch auf Abb.30 die distalen dendritischen Fortsätze ringförmig umgreift, beginnt sich zu verschmälern, Dicke $0,1 - 0,3\mu$, und zerfällt - auf einigen Schnitten deutlich zu sehen - in Kreissegmente, s. Abb.32. Im "freien" Haar scheint sie nicht mehr vorhanden zu sein.

Cytoplasmatische Mikrotubuli sind in der 1. und 2. Hüllzelle ringförmig angeordnet ($\varnothing$ ca. $150-200 \text{ \AA}$), wie sie auch SCHMIDT (1969) beschreibt (s. Abb.31, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 8).

Auf Abb.36, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 6,7, sieht man noch weitere 1 bis vier Hüllzellen, wobei nicht zu unterscheiden ist, ob es sich jeweils um Anschnitte einer oder mehrerer Hüllzellen handelt, da sie sich überlappen. Die Hüllzellen $H_1 - H_3$ (H_6) umgeben die distalen Dendriten zwiebelschalenförmig und alle in einer Schichtdicke von ca. $0,5 - 1\mu$. Sie sind von mehr oder weniger streng kubisch angeordneten Epidermiszellen umgeben.

Die distalen dendritischen Fortsätze, die auf Abb.36 zwei Halbkreise bilden, stoßen mit ihrer Basis zusammen. An der Berührungsstelle erinnern die Membranen der Fortsätze an "Desmosomen" (s. Abbn.36, 46).

Sie sind apikal von einer elektronendichten, cuticulären Scheide (Röhre aus elektronendichtem Material) umgeben, die vermutlich von H_1 abgeschieden wird und mit ihr in engem Kontakt steht. Die Autoren bezeichnen sie als Den-

dritenscheide (ERNST 1969), Skolopoidbody (LARSEN 1962), cuticular sheath (SLIFER, PRESTAGE and BEAMS 1957), proximaler Teil des Binnenkanals (PETERS 1965), tube (WHITEAR 1962). Sie ist bei cuticularen Sensillen von Arthropoden weitverbreitet (s. auch SCHMIDT 1969, CHEVALIER 1969, MOULINS 1968, WHITEAR 1962, SCHMIDT und GNATZY 1972). Auf Abb.36, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 5,6, scheint sie aus einer einzigen Lage von 400-500 Å Dicke zu bestehen, nimmt jedoch weiter distal in ihrem Umfang bis $0,1\mu$ zu. Sie verläuft geradlinig und bis zur Haarbasis, wo sie im Gegensatz zu den distalen Dendriten, die noch eine ganze Strecke über den Knick des Haares hinaus in das Haarlumen hineinziehen, verlorengelht.

IV. Das "freie" Haar

Der basale Teil des Haares wie auch der Haarschaft weist einen annähernd runden Querschnitt auf, Durchmesser 2μ (s. Abb.37). Die distalen Abschnitte der Dendriten (Durchmesser 1μ) liegen in der Mitte der Haarbasis nebeneinander (s. Abb.38, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 4). Das "freie" Haar entspringt schräg aus dem Sinneshügel, wie auch schon im raster-elektronenmikroskopischen Teil beschrieben wurde. Nach $4-5\mu$ knickt es rechtwinklig nach medial ab.

Die Dendriten, die distal ihren Durchmesser bis $0,1\mu$ verringern und von keinen anderen angrenzenden Zellen umgeben zu sein scheinen (s. Abb.39), ziehen über diesen Knick hinaus in das Lumen des Sinneshaares an die Innencuticula der Knickaußenseite (s. Abbn.37, 40, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 3), wo sie befestigt sind. Die Cuticula der Knickaußenseite ist dünner als die der Knickinnenseite, die versteift ist.

Weiter distal verringern die Dendriten ihren Durchmesser und enden kurz danach (s. Abb.41, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 1, 2).

Hüllzellen oder Hüllzellreste sind im "freien" Haar nicht mehr zu erkennen. Stattdessen sind die Dendriten zwischen Haarbasis und apikalem Ende des Schaftes in eine flockige Substanz eingebettet, und das Lumen wird von einem gro-
Ben Sensillenliquor II (Sl_2) (Durchmesser $0,5 - 1,5 \mu$) erfüllt. Die flockige Substanz tritt auch in $Sl\ I$ (Sl_1) auf, und es handelt sich vermutlich um flüssigkeitserfüllte Räume (s. auch CHRISTIAN 1971). Viele Autoren, die Insektensensillen beschreiben (u.a. HANSEN und HEUMANN 1971, SCHMIDT und GNATZY 1971/72, NICKLAUS et al. 1967), geben einen Sensillenliquor II (Sl_2) weiter proximal zwischen Haarbasis und dem apikalen Ende der mittleren und äußeren Hüllzelle an, deren Oberfläche zahlreiche Mikrovilli aufweist.

Im elektronenmikroskopischen Bild zeigt sich, daß die Cuticula des "freien" Haares eine ausgeprägte Differenzierung erfährt. Es sind drei Schichten zu unterscheiden, die nicht zu homologisieren sind, daher nur beschrieben werden können:

- 1) eine äußere dunkle Schicht, ungefähr bis zu $250 \text{ \AA}$ dick, ähnlich der Cuticulinlage, s. KÜMMEL, CLAASSEN, KELLER 1970,
- 2) eine dazwischenliegende, ringförmig das Haar umgebende Zone geringerer Elektronendichte bis zu $0,1 - 0,2 \mu$, in der vielleicht das gummiartige Protein Resilin, das im Elektronenmikroskop nicht nachweisbar ist (ELLIOT et al. 1965), auftreten könnte (s. auch WEIS-FOGH 1960, THURM 1964, HAUPT 1970, CHRISTIAN 1971), und eine 3. dunklere Schicht von ca. $0,1 \mu$ Dicke. Seitlich von den distalen Dendriten sind diese beiden Schichten dünner.

Die distalen Dendriten, die nach dem Abknicken des Haares in die Innencuticula der Knickaußenseite eingebettet und befestigt sind, zeigen an der gegenüberliegenden Seite eine spongiöse Struktur, die als weitere Differenzierung zur Cuticula gehörig in die Innencuticula der Knickunterseite eingelagert ist und mit diesen Schichten zusammen die Versteifung der Knickinnenseite bildet (s. Abb.42,

Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 3). Auch im Phasenkontrastmikroskop konnte gesehen werden, daß an der Knickinnenseite des Sinneshaares eine Verstärkung vorhanden ist, wenn man in der Längsachse des Sinneshaares sieht. Sie tritt bereits proximal vor dem Abknicken des Haares an der Haarbasis auf, ist im Bereich des Knickes stark ausgeprägt und verliert sich distal wieder in der gleichen Höhe, in der auch die Dendriten sich in ihrem Durchmesser verringern (s. Abb.43, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 1,2). An der Außenseite hingegen sind nur die oben beschriebenen 3 Schichtungen der Cuticula zu erkennen, die an der Haarbasis ein wenig ausgewölbt erscheinen.

d) A n h a n g

1. Häutungsnahe (Haarbildungs)stadien

Es erfolgt nun die Beschreibung der besonderen Charakteristika von sich entwickelnden Haaren (Haarbildungsstadien). Abb.44 zeigt an der Haarbasis eine Einfaltung bzw. Einsenkung der Cuticula, auf Querschnitten (Abb.45) als Circularfalte erkennbar. Bei häutungsfernen, abgeschlossenen Haarbildungsstadien ist eine derartige Circularfalte nicht mehr vorhanden.

Proximal von der Haarbasis scheidet die äußerste der Hüllzellen, die die Dendriten umgeben, bei beginnender Circularfaltung sowohl eine Proteinepicuticula ($0,1\mu$ dick) als auch eine peripher liegende 2-schichtige je $100\text{ \AA}$ dicke und durch einen $100\text{ \AA}$ breiten Spalt getrennte Cuticulinlage ab (s. Abb.46). Dazwischen schiebt sich die anscheinend mit Cuticulardetritus gefüllte $500\text{ \AA}$ bis $0,5\mu$ breite Circularfalte. Der Spalt wird nach distal in gleicher Anordnung wie eben besprochen von einer Cuticulinlage und einer Proteinepicuticula, die von den angrenzenden peripher gelegenen Epidermiszellen gebildet werden, begrenzt. In H_1 tritt wieder die elektronendichte Struktur auf, Dicke $0,15\mu$.

In den Hüllzellen befinden sich außerdem viele cytoplasmatische Mikrotubuli, Durchmesser 100-200 Å, sowie Vesikel und glattes ER, was wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Bildung der Cuticula steht. Nahe der Haarbasis sind bei den Haarbildungsstadien nur noch 2 Hüllzellen und die peripher liegende, bereits 0,25 - 0,6 µ breite Circularfalte erkennbar (s. Abb.47).

Bildungsstadien freier Haare enthalten 2 distale Dendriten, Durchmesser 0,1 µ, mit zwei bzw. weiter distal einer Hüllzelle, bis zu 0,8 µ dick, so daß kein Sensillenliquor vorhanden ist (s. Abb.48). Die Haare sind umgeben von einer dünnen 100-200 Å dicken Cuticulinlage. Zwischen den distalen Dendriten und Hüllzellen H_1 oder H_2 liegt eine elektronendichte Scheide, Durchmesser 150 Å.

2. Außenhaare der Uropoden

Es sei noch auf einige Details in der Feinstruktur der Außenhaare der Uropoden hingewiesen (s. Abb.49). Sie besitzen eine völlig andere Konstruktion als die der Statolithenhaare, sind bis zu 200 µ Länge geschnitten worden und haben an der Basis einen Durchmesser von 3-6 µ. Die Cuticula ist an der Basis der Haare tief eingesenkt oder eingefaltet (im Querschnitt als Circularfalte erkennbar); Durchmesser 1-4 µ. Sie schiebt sich spaltförmig, wie es im Anhang Haarbildungsstadien beschrieben ist, zwischen peripher liegende Epidermiszellen und äußerste Hüllzellen der Außenhaare, die als Begrenzung des Spaltes eine dünne Cuticulinschicht bis 250 Å und eine Proteinepicuticula bis 600 Å bilden. Die Außenhaare enthalten proximal bis 6 dendritische Fortsätze, weiter distal sind im Querschnitt keine Dendriten mehr angeschnitten, das Haar ist hohl. Die dendritischen Fortsätze sind von einer cuticulären Scheide, 0,1 µ dick, und zahlreichen sich anschließenden Hüllzellen (bis ca. 8 an der Zahl) umgeben. Die inneren umhüllen die Dendriten ringförmig, die äußeren in einer 3-eckigen Form. Sie enthalten viele Mitochondrien und die sonst üblichen Be-

standteile.

Auf Quer- und Längsschnitten ist erkennbar, daß die Außenhaare Borsten oder Fiedern tragen. Die Basis der Borsten ist leicht eingesenkt, keilförmig sklerotisiert und nur $0,2/\mu$ schmal. Nach $0,4 - 0,6/\mu$ Länge verbreitert sich die Basis um $0,4/\mu$, so daß die Borsten pfeilartig erscheinen.

Innerhalb der Einfaltung der Cuticula stehen sich die Borsten oder Fiedern hintereinander in 2 Reihen gegenüber. Die eine Reihe der Borsten wird anscheinend von der äußersten Hüllzelle des jeweiligen Haupthaars gebildet, die mit in die Borsten hineinzieht (s. auch Abb.49). Die gegenüberstehenden, von der Cuticula des Sinneshügels (Innencuticula) ausgehenden Borsten werden von den äußersten angrenzenden Epidermiszellen gebildet, deren Ausläufer ebenfalls in die Borsten der Haare zieht.

F. Diskussion

Die lichtmikroskopischen, rasterelektronenmikroskopischen und elektronenmikroskopischen Ergebnisse stimmen in der hier vorliegenden Arbeit annähernd überein. Außerdem decken sich die lichtmikroskopischen Ergebnisse weitgehend mit den Angaben BETHES (1895), so daß seine Angaben in der hier vorliegenden Arbeit nicht weiter berücksichtigt zu werden brauchen.

a) Vergleich der Ultrastruktur von Rezeptoren bei Arthropoden

Die spezifischen Strukturen der hier untersuchten Sinneshaare weisen Ähnlichkeiten mit anderen Arthropodensensillen auf. Sie werden im folgenden verglichen sowie anschließend einer funktionellen Deutung unterzogen. Die vergleichende Betrachtung der Ultrastruktur bezieht sich vorwiegend auf Insekten/Cheliceratasensillen, da elektronenmikroskopische Ergebnisse von neueren Autoren an Krebsensillen nur vereinzelt vorliegen (SCHÖNE und STEINBRECHT

1968, SCHÖNE 1971, WHITEAR 1962). Der Vergleich mit den Dekapoden-Krebsen bezieht sich hauptsächlich auf Haarbasis und Art und Ort der Befestigung des distalen Dendriten. Diese Untersuchungen stammen von SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) an Mechanorezeptoren in der Statocyste von *Astacus*/Dekapodenkrebsen.

1. Mikrotubuli

Cytoplasmatische Mikrotubuli treten in Übereinstimmung mit SCHMIDT (1969), CORBIERE-TICHANE (1971), SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) in den distalen Abschnitten der Dendriten auf, bei Neomysis vor allem in H_2 und H_3 sowie in den Hüllzellen häutungsnaher, sich entwickelnder Stadien sowohl im Sinnesfortsatz als auch im "freien" Haar, s. Abbn.31, 32, s. auch SCHMIDT und GNATZY 1972, OVERTON 1966, PERRY 1968, LAWRENCE 1966.

In den Hüllzellen, wo sie sowohl in ihrem Durchmesser als auch in ihren Substrukturen (12 Untereinheiten) (s. HANSEN und HEUMANN 1971) mit den Mikrotubuli der Gehirnnervenzellen (TANI und AMETANI 1970), mit den Neurotubuli der Axone der Ratten (WUERKER und PALAY 1969) und mit den Cilientubuli (GRIMSTONE und KLUG 1966) übereinstimmen, scheint ihre Funktion dahin zu gehen, daß sie ein elastisches Stütz-Skelett bilden (s. auch ERNST 1969, SLIFER und SEKHON 1969, NOIROT-TIMOTHEE, NOIROT 1966) für Mikrotubuli im Vorder- und Enddarm von Isopteren/Cephalotermes. Weitere Möglichkeiten ihrer Funktion diskutieren:

- 1) PERRY 1968; (Anteil der Mikrotubuli an der Formung des Haares vor der Abscheidung der Cuticula),
- 2) ROTH, PIHLAJA und SHIGENAKA 1970; (Beteiligung oder Anteil an Transportvorgängen in Axopodien von Heliozoen),
- 3) SCHMITT 1968; KREUTZBERG 1969; (Anteil an rezeptorischen Prozessen),
- 4) ROSS 1971; (Anteil an Stofftransport, Verlängerung der Zelle durch Wachstum der Mikrotubuli.) Auf die Mikrotubuli in den dendritischen Fortsätzen wird in 9. (Ciliarstrukturen) eingegangen.

2. Mitochondrien

Mitochondrien sind für den Energiehaushalt der Zelle von Bedeutung. Sie treten regelmäßig im basalen Teil von Sinneszellen auf (s. auch THURM 1970, MORAN et al. 1971, SCHÖNE und STEINBRECHT 1968, SCHÖNE 1971, ALTNER et al. 1970). Das gilt auch für die hier untersuchten Sinneszellen. Außerdem sind sie im proximalen Dendriten im Bereich der Cilienwurzeln und in deren Hüllzelle H_1 zahlreich vertreten, s. Abb.23, Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 12, 13. Im Bereich des Basalkörpers und dem Beginn des distalen Dendriten ($9 \times 2 + 0$ [2] Struktur) sind sie so gut wie gar nicht vorhanden. Sie treten erst wieder in einer apikaleren Region in den Hüllzellen der distalen Dendriten auf.

Der Transducer-Mechanismus der Sinneszelle soll nach HYDEN (1960) gekoppelt sein mit dem enzymatischen Prozeß in den Sinneszellen, in dem die Spaltung von ATP eine Rolle spielt. Mit der Anhäufung von Mitochondrien steht eine gesteigerte Produktion von ATP in unmittelbarer Beziehung.

Außerdem haben MORITA und TAKEDA (1959) nachgewiesen, daß Aktionspotentiale von Chemosensillen bei Arthropoden im basalen Teil des Haares, möglicherweise in den Sinneszellen erzeugt werden, wobei die dort angehäuften Mitochondrien sicherlich eine funktionelle Rolle spielen. Die Frage der Rollenverteilung der verschiedenen Strukturen im Transducer-Prozeß bezieht sich daher also auch auf die Mitochondrien-Akkumulationen (Beziehung oxydativer Energiestoffwechsel zu elektrischen Phänomenen).

3. Desmosomen

Desmosomen (Haftpunkte, die z.B. einen Epithelverband zusammenhalten) vom Zonula adhaerens-Typ wurden sowohl im proximalen als auch distalen Abschnitt der Dendriten gefunden, und zwar in Übereinstimmung mit SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) zwischen den beiden proximalen Dendriten, zwischen Dendriten und Hüllzelle H_1 , zwi-

schen H_1 und H_2 , besonders stark ausgeprägt in Höhe der elektronendichten Struktur in H_1 . Septierte Desmosomen treten an den Stellen auf, an denen die Hüllzellen die Dendriten umgeben (s. Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 13 - 9). Eine Verteilung der Desmosomen kann nur in etwa angegeben werden, da viele Desmosomen nur auf exakten Querschnitten durch die Zellmembranen sicher erkennbar sind.

THURM hat 1970 darauf hingewiesen, daß bei sensorischen Zellverbänden septierte Membranverbindungen und Maculae adhaerentes an bestimmten Orten auftreten (s. THURM 1970, Abb.2). Es ist sogar anzunehmen, daß ein bestimmtes Schema für das Auftreten septierter Membranverbindungen und Maculae adhaerentes bei "Epidermisrezeptoren" (s. auch ERNST 1969, SCHMIDT 1969, STUART und SATIR 1968, MOULINS 1968) vorliegt. Die funktionelle Bedeutung der Kontaktstrukturen wird in einem späteren Zusammenhang diskutiert werden (s. p. 52).

4. Hüllzellen

Es sollen hier noch einmal zusammenfassend alle Zellen beschrieben werden, die die Dendriten unmittelbar umgeben:

Eine vollständige räumliche Vorstellung von Ausdehnung und Anordnung der Hüllzellen konnte in der hier vorliegenden Untersuchung nicht erbracht werden. Es steht jedoch fest, daß sich jedem Sensillum sowohl mehrere Gliazellen - die die basalen Bereiche der Sinneszellen und weiter proximal die Axone umhüllen - als auch mindestens 3 Hüllzellen H_1 , H_2 , H_3 , die die Dendriten bis zur Haarbasis konzentrisch umgeben, zuordnen lassen. Die zusätzlichen 1 - 3 Anschnitte von Hüllzellen können entweder als Anschnitte 3 weiterer Hüllzellen (insgesamt dann 6) angesehen werden oder als mehrere Anschnitte ein und derselben Hüllzelle (s. Abb.36, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 6 - 8). Das ist nur zu entscheiden, wenn kontinuierliche Serienschritte vorliegen. Die innere Hüllzelle H_1 umschließt sowohl die proximalen als

auch die distalen Dendriten bis zur Haarbasis. Zwischen ihr und den Dendriten liegt der Sensillenliquor I (Sl_1) (ERNST 1969). H_2 tritt im Bereich der proximalen Dendriten in der Region des Basalkörpers auf, H_3 im Bereich der distalen Dendriten (Region der Cilienerweiterung). Proximal zu der Haarbasis umgibt auch H_3 konzentrisch die distalen Dendriten, H_1 , die cuticuläre Scheide und H_2 .

H_2 und H_3 sind breiter als H_1 . In H_2 , H_3 finden sich cytoplasmatische Mikrotubuli in großer Zahl (funktionelle Deutung s. p.37). H_1 und H_2 zeigen ausgeprägte Golgiapparate, wobei in H_1 vom Golgiapparat abgeschnürte Vesikel möglicherweise die elektronendichte Struktur bilden könnten.

Es sei noch hinzugefügt, daß bei Haarbildungsstadien in den distalen Fortsätzen 3 Hüllzellen (s. Abb.46), die die distalen Dendriten konzentrisch umgeben, im "freien" sich entwickelnden Haar nur noch 1 Hüllzelle vorhanden ist. Diese noch verbleibende Hüllzelle nimmt das Lumen des Haares vollständig ein.

Nach der Einteilung von SNODGRASS (1926) gehören zu Arthropodensensillen mit proximalem und distalen Dendriten 2 Hüllzellen, die trichogene (Haarbildungszelle) und tormogene (Haarbalgzelle). Sie sind in neuerer Literatur von RICHTER (1962,1964) sowie SLIFER (1967), ERNST (1969), BORG und NORRIS (1971) beschrieben worden. Die trichogene Zelle bildet das Haar durch Cuticulaabscheidung, die tormogene Zelle bildet z.B. die Membran, in die das Haar eingelenkt ist, sowie außerdem im allgemeinen den Basalring bzw. Wulst des Haares. Diese Terminologie läßt sich jedoch nur für 2 Zellen aufrechterhalten; zuweilen treten jedoch mehr oder weniger als 2 Hüllzellen auf (SLIFER und SEKHON 1964, LAWRENCE 1966, SCHÖNE und STEINBRECHT 1968, SCHMIDT und GNATZY 1971/72, BLANEY and CHAPMAN 1969/71, ALTNER et al. 1970, MOULINS 1968, PERRY 1968).

MOULINS (1968) bezeichnet H_1 als trichogene, H_2 und H_3 als distale und proximale tormogene Zelle. SCHMIDT und

GNATZY (1971,1972) konnten durch Untersuchung von Häutungsstadien der Borsten- und Fadenhaare von Gryllus die Auffassung von BLANEY and CHAPMAN (1969,1971) bestätigen, wonach H_1 der "Neurilemmcell" entspricht, H_2 der trichogenen und H_3 der tormogenen Zelle.

In der hier vorliegenden Untersuchung sind jedoch die Kenntnisse der Ontogenie der Mechanorezeptoren von Neomysis in der Statocyste nicht sehr umfassend. Es ist jedoch nach den vorliegenden Bildern von Haarbildungsstadien anzunehmen, daß die bei Neomysis als H_1 bezeichnete Zelle die cuticuläre Scheide bildet (s. hierzu Diskussion p.44), H_2 , die der trichogenen Zelle entspricht, das Haar durch Cuticulaabscheidung bildet, und H_3 die Haarbasis (tormogene Zelle) (s. Abbn.46, 47).

5. Elektronendichte Strukturen in H_1

Elektronendichte, netzartig verzweigte Strukturen treten in der ersten Hüllzelle H_1 erstmals im Bereich der Cilienwurzel des proximalen Dendriten auf und ziehen durch die Hüllzelle bis zur Haarbasis (s. Abbn.30,31,32,49).

Nach CORBIERE-TICHANE sollen sie aus dicht gepackten Mikrotubuli bestehen. Im Gegensatz zu CORBIERE-TICHANE (1971) sind bei Neomysis keine Mikrotubuli zu erkennen.

SCHMIDT (1969) nennt diese Strukturen Wandrippen, CORBIERE-TICHANE (1971) Colonnes Scolopales. Außerdem sind sie bei SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) u. SCHÖNE (1971) für Mechanorezeptoren in der Statocyste von Astacus beschrieben worden, wo sie als "dense bodies" bezeichnet werden. WHITEAR (1962) bezeichnet sie als "Scolopales" in den Chordotonalorganen des Taschenkrebsses (Carcinus maenas). Bei allen genannten Autoren treten sie in der ersten Hüllzelle auf. Nach SCHMIDT (1969) kommt ihnen eine Stützfunktion zu, was möglicherweise auch für Neomysis zutrifft.

6. Sensillenliquor I, II (Sl_1 , Sl_2) (ERNST 1969)

2 Sensillenliquores Sl_1 und Sl_2 wurden in dieser Untersuchung beobachtet. Sl_1 liegt zwischen Dendriten und H_1 ; er beginnt sich bereits im proximalen Teil der Dendriten (Region der Cilienwurzeln) auszubilden, erfährt in Höhe der Region des Basalkörpers und dem Beginn der distalen Dendriten ($9 \times 2 + 0$ [2] Struktur) seine größte Ausdehnung und wird weiter distal durch Zunahme der distalen Dendriten kleiner, bis er fast ganz verschwindet (s. Abb.51 (Zeichnung 4a), Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 12 - 6). Elektronenmikroskopischen Aufnahmen zufolge ist er bei anderen Arthropodensensillen ein vollständig abgeschlossener Raum (MOULINS 1968, BLANEY and CHAPMAN 1969), was auch mit meinen Befunden übereinstimmt (s. Abbn.27-32, 34-36). Vergleichbare Sensillenliquores sind von SCHMIDT (1969), HANSEN und HEUMANN (1971), WHITEAR (1962), SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971), SCHMIDT und GNATZY (1972), ALTNER (1970), ERNST (1969), CORBIERE-TICHANE (1971), BLANEY and CHAPMAN (1971), CHRISTIAN (1971), THURM (1964), MORAN et al. (1971), NICKLAUS et al. (1967) beschrieben worden.

Flockiges Material füllt Sl_1 wie auch Sl_2 aus.

Ein zweiter Sensillenliquor II (Sl_2) (ERNST 1969), (RICHTER 1962, 1964: Vakuole der trichogenen oder tormogenen Zelle) ist zwischen Haarbasis und apikalem Ende des "freien" Haares ausgebildet. Er besitzt bei dem untersuchten Objekt anscheinend keine offene Verbindung zum Sensillenliquor I (Sl_1). Er wird proximal von Ausläufern von Hüllzellen begrenzt, distal nur von den schon im Hauptteil beschriebenen Cuticulaschichten. Zwischen distalen Dendriten und Cuticula des "freien" Haares sind folglich keine Hüllzellen bzw. Zellmembranen als Grenze ausgebildet (s. Abb.39, Abb.52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 4). Die distalen Dendriten stehen in Kontakt mit einer Flüssigkeit oder der flockigen Substanz des sie umgebenden Sl II (Sl_2).

Ein vergleichbarer Sensillenliquor II (Sl_2) ist bei Cuticulasensillen der Arthropoden allgemein bekannt (NICKLAUS et al. 1967), (SCHMIDT und GNATZY 1971/72), (RICHTER 1962/64), (SLIFER 1970), (HANSEN und HEUMANN 1971), (CHRISTIAN 1971), (BARTH 1970), (BLANEY and CHAPMAN 1971), (MORAN et al. 1971), (ERNST 1969), (MOULINS 1968), (ALTNER et al. 1970), (THURM 1970). Sl_2 beginnt bei den von diesen Autoren untersuchten Objekten schon weiter proximal unterhalb der Haarbasis. Er wird in dieser Region von der äußeren Hüllzelle und meist auch von der mittleren Hüllzelle begrenzt. Die äußere Hüllzelle bildet zum Sensillenliquor (Sl_2) ein Membransystem aus, dessen Oberfläche Sitz zahlreicher Mikrovilli ist und somit Parallelen zu epidermalen Drüsenzellen von Insekten zeigt.

Die Hüllzellen, die bei Neomysis den Sensillenliquor II (Sl_2) (ERNST 1969) begrenzen, scheinen an ihrer Oberfläche keine Mikrovilli aufzuweisen.

Verschiedene Autoren haben sich mit der Funktion des Sensillenliquors II (Sl_2) befaßt. BARTH (1970) stellt die Frage, welche Rolle derartige Räume als Ionenbarriere oder -speicher - neben trophischer Funktion - bei der Erregungsbildung und -leistung spielen.

Nach SLIFER (1970) scheidet die tormogene Zelle bei Chemorezeptoren Sekrete in das Lumen ab, um die Dendriten vor Austrocknung zu schützen.

Nach ERNST (1969) sind es für Chemorezeptoren ebenfalls die trichogene bzw. nach Rückbildung der trichogenen Zelle bis zum Cuticulakanal beide, die Sekrete absondern. Auch er ist der Meinung, daß die Sekrete die Dendriten vor Austrocknung bewahren sollen.

THURM (1970) nimmt auf Grund morphologischer und elektrophysiologischer Messungen an, daß die distale Hüllzelle, die den Sensillenliquor Sl_2 maßgeblich begrenzt, eine Rolle bei rezeptorischen Prozessen spielt, indem das mit Granula besetzte Membransystem dieser Hüllzelle Träger einer elektrogenen K^+ -Pumpe ist, die ein hohes

Bestandspotential erzeugt.

SCHMIDT und GNATZY (1971), die sich mit der Häutung der Faden- und Keulenhaare auf den Cerci von Gryllus (Saltatoria) befaßt haben, nehmen an, daß die Leistungsfähigkeit dieser elektrogenen K^+ -Pumpe während der Häutung schwankt, da die Mikrovilli während der Abscheidung der neuen Cuticula wenig oder gar nicht ausgebildet sind; außerdem ist der neu gebildete Sl_2 sehr klein bzw. fehlt vollständig. Ob die Vorstellung THURMS (1970) auch für *Neomyia* gelten kann, wird in einem späteren Zusammenhang (vergleichende Funktionsbetrachtung mit Rezeptoren bei Arthropoden) (p. 52) diskutiert werden.

7. Cuticuläre Scheide

Die distalen Dendriten sind ab Höhe der Cilienenerweiterung von einer cuticulären Scheide umgeben (Dicke 400 Å bis 0,1 µ) (s. Abb. 36, Abb. 52 (Zeichnung 4b), Blockdiagramm und Querschnitt 5, 6), die allgemein bei Arthropoden-Sensillen vorzukommen scheint.

Einige Autoren beschreiben eine stärker ausgebildete cuticuläre Scheide (u.a. BARTH 1970, CHEVALIER 1969, WHITEAR 1962, MOULINS 1968), als in der hier vorliegenden Untersuchung festgestellt wurde.

Die cuticuläre Scheide begleitet die distalen Dendriten bis zur Haarbasis und geht dann innerhalb der Basis des "freien" Haares verloren. Bei olfaktorischen Sensillen (ERNST 1969) reicht diese auch nur bis zur Haarbasis, und die Dendritenenden liegen frei im Haarlumen.

Nach SCHMIDT und GNATZY (1971/72), SCHMIDT (1969) wird die cuticuläre Scheide von der innersten Hüllzelle H_1 "neurilemm cell" abgeschieden. SLIFER (1970) und ZACHARUK (1962) behaupten, daß die trichogene Zelle die cuticuläre Scheide bildet.

Diese Auffassung stellt nach Meinung SCHMIDTs und GNATZYS (1971/72) keinerlei Gegensatz zu ihren Ergeb-

nissen dar, wenn man annimmt, daß SLIFER die "trichogene" Zelle H_2 von einer zweiten Zelle H_1 nicht hat trennen können. Die trichogene Zelle ist nach ihrer Meinung nicht an der Bildung der cuticulären Scheide beteiligt.

PERRY (1968) hatte angenommen, daß die Dendriten selbst die Scheide bilden könnten. Einige Beobachtungen an *Neomyia* ließen sich im Sinne von PERRY interpretieren.

Auf mehreren Bildern häutungsnaher Stadien erkennt man deutlich eine bereits fertig ausgebildete cuticuläre Scheide mit einer Hüllzelle, die noch nicht oder nicht mehr vollständig die cuticuläre Scheide umgibt (s. Abb.50). Wenn diese Hüllzelle die cuticuläre Scheide "noch nicht" umgibt, wäre es möglich, daß die Dendriten die cuticuläre Scheide bilden; umgibt die Hüllzelle "nicht mehr" die cuticuläre Scheide, kann man annehmen, daß vorher die Hüllzelle die Scheide gebildet und sich dann zurückgezogen hat. SCHMIDT und GNATZY (1971) nehmen an, daß bei PERRY (1968) die Hüllzelle die cuticuläre Scheide nur noch an der Basis umhüllt bzw. umgibt, was bei *Neomyia* Fall 2 entspräche. Sie stimmen nicht mit der Ansicht von PERRY (1968) überein, daß die Sinneszellen die cuticuläre Scheide bilden könnten bzw. halten die Annahme für wenig wahrscheinlich. Ich möchte mich der Meinung von SCHMIDT und GNATZY (1971) anschließen, jedoch hinzufügen, daß die Bildung nicht bei allen Arthropodensensillen gleich sein muß.

Die cuticuläre Scheide soll eine der Cuticulinschicht entsprechende Bildung sein, und zwar auf Grund ihres geringen $\varnothing$ von 200 Å (bei vielen Arthropodensensillen) und der Tatsache, daß bei Neubildung der Cuticula als erste die Cuticulinschicht abgeschieden wird (SCHMIDT und GNATZY 1971, KÜMMEL, CLAASSEN, KELLER 1970, NOIROT-TIMOTHEE 1971, LOCKE 1964).

Auf Grund der sinnesphysiologischen Untersuchungen an

labellaren Schmeckhaaren (MORITA 1969) ist anzunehmen, daß die cuticuläre Scheide für Ionen anscheinend nicht durchlässig bzw. wenig permeabel ist.

8. Basalkörper

(MOULINS 1967 "Centrioles", THURM 1965 "Centriol-like Structures", WHITEAR 1962 "Centrosome")

MARTINEZ, MARTINEZ und DAEMS haben 1968 in einer Untersuchung über Bildung der Cilien sowie Herkunft des Basalkörpers festgestellt, daß Basalkörper aus Zentriolen hervorgehen. Das Vorhandensein von 2 Basalkörpern (proximaler und distaler) wird generell für Arthropodensensillen angenommen (THURM 1964, 1965, SCHMIDT 1969, SCHMIDT und GNATZY 1971/72, BARTH 1970, HANSEN und HEUMANN 1971, ERNST 1969, MOULINS 1968, CHEVALIER 1969, SLIFER and SEKHON 1964). In Ausnahmefällen scheint nur ein Basalkörper vorhanden zu sein (UGA und KUBAWARA 1967, WHITEAR 1962, SMITH 1969, HANSEN und HEUMANN 1971 ausnahmsweise in zwei Fällen). Auch in der hier vorliegenden Untersuchung ist nur ein Basalkörper gefunden worden.

MOULINS (1967) diskutiert die Möglichkeit, daß zwei Basalkörper bei Häutungsvorgängen von Nutzen sein können, da anzunehmen ist, daß das Cilium mit dem distalen Basalkörper bei der Häutung abgestoßen bzw. herausgerissen werden könnte und aus dem proximalen Basalkörper ein neues Cilium hervorgehen könnte. Diese Möglichkeit wird jedoch für die Faden- und Keulenhaare *Gryllus bimaculatus* (SCHMIDT und GNATZY 1971) ausgeschlossen.

Da sich jedoch in neuerer Zeit erst Autoren mit Häutungsgeschehnissen von Arthropodensensillen beschäftigen oder Häutungsgeschehnisse schildern (u.a. SCHMIDT und GNATZY 1971/72), bleibt die Funktion des 2. Basalkörpers weiter ungeklärt, und diese Frage kann auch in der hier vorliegenden Untersuchung nicht geklärt werden, da die Häutung der Mechanorezeptoren in der *Stomatocyste* von *Neomysis* nicht ausreichend

untersucht ist.

9. Ciliarstrukturen

Bei Neomysis liegt distal vom Basalkörper eine $9 \times 2 + 0$ [2] Struktur vor (s. Abbn.28, 29, Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 10). Diese geht weiter distal in einzelne ungeordnete Mikrotubuli über.

Einige Autoren (GRAY 1960, SCHMIDT 1969, CHRISTIAN 1971, für den dorsalen Dendriten) geben an, daß ihre $9 \times 2 + 0$ Struktur in der ganzen Länge beibehalten wird.

Nach STUART und SATIR (1968) entstehen zusätzliche Mikrotubuli aus einer zentralen elektronendichten Matrix. CHRISTIAN (1971) berichtet über Verbindungen von Zellausläufern mit einzelnen Dendriten (Anastomosen), und er äußert die Vermutung, daß diese Zellausläufer das Material für zusätzliche Mikrotubuli liefern könnten.

HANSEN und HEUMANN (1971) geben vier Punkte an, in denen die "rezeptorischen Cilien" von den "motorischen Cilien" (Anodonta, GIBBONS 1961) abweichen:

- 1) Fehlen der zentralen Mikrotubuli,
- 2) keine "arms" der 9 peripheren, konzentrischen Doppeltubuli (Sitz der Dynein-ATPase),
- 3) 2 Basalkörper in Anordnung hintereinander,
- 4) typische Anordnung der 9 Doppeltubuli nur im proximalen Teil des Dendriten, im distalen Teil einzelne Mikrotubuli.

Punkt 2) und 4) treffen auch für Neomysis zu.

Zu Punkt 1) ist zu sagen, daß zentrale Strukturen, die zentralen Tubuli entsprechen könnten, auf einigen Bildern deutlich zu sehen sind (s. Abb.29), wie es auch ERNST (1969) für Chemorezeptoren beschrieben hat.

Die Angabe zu Punkt 3), daß 2 Basalkörper bei rezeptorischen Cilien vorkommen, stimmt mit der hier vorliegenden Untersuchung nicht überein, da in Übereinstimmung mit WHITEAR (1962) bei Chordotonalorganen von Dekapodenkrebsen nur 1 Basalkörper vorhanden zu sein

scheint.

Zu Punkt 2) sind die Arbeiten von CORBIERE-TICHANE (1971), SCHMIDT (1969) anzuführen, in denen sogenannte "arms" beschrieben sind. Diese vier Unterscheidungsmerkmale der "rezeptorischen" und "motorischen" Cilien (HANSEN und HEUMANN 1971) scheinen daher nicht in allen Punkten für Arthropodensensillen zuzutreffen.

Eine Verzweigung der Ciliarstruktur, wie sie FOELIX (1970) für Kontaktchemorezeptoren in 16-20 Äste bei 2-3 Dendriten beschreibt, ist in dieser Untersuchung wie auch von SCHMIDT und GNATZY (1972), BLANEY and CHAPMAN (1969), CORBIERE-TICHANE (1971), LARSEN (1962) nicht gefunden worden.

10. Tubularkörper

Tubuläre Befestigungsstrukturen (Tubularkörper), die als Ort für die Transformation von Reiz in Erregung gedeutet werden (THURM 1964/65, SMITH 1969, MORAN et al. 1971, FOELIX 1970/71, BARTH 1970, CHRISTIAN 1971, NICKLAUS et al. 1967, CHEVALIER 1969, BLANEY and CHAPMAN 1969), sind immer eine Differenzierung der Sinnescilien und bestehen aus vielen längs verlaufenden Mikrotubuli, die in eine elektronendichte Zwischensubstanz eingebaut sind, siehe aber bei N e o m y s i s p.49 Die Tubularkörper können an der Spitze der dendritischen Fortsätze oder weiter proximal auftreten, z.B. SCHMIDT (1969,1970), HANSEN und HEUMANN (1971), SCHMIDT und GNATZY (1971,1972).

Bei NICKLAUS et al. (1967) tritt die elektronendichte Zwischensubstanz, in der ein dichtes Netzwerk vorhanden ist, in drei deutlich sichtbaren Zonen auf. Sie umgibt die Tubuli im basalen Bereich sowie in zwei Bereichen am oberen distalen Ende des Sinneskörpers. SCHMIDT und GNATZY (1971) fanden einen Tubularkörper ohne Zonierung durch unterschiedliche Packungen von elektronendichtem Material.

Die Anzahl der Mikrotubuli beträgt bei NICKLAUS et al. (1967) etwa 1000 Tubuli, bei THURM (1964/1965) für die Sinnesborsten von Apis etwa 50-100, MORAN et al. (1971) 350-1000 Tubuli, SCHMIDT und GNATZY (1971) 200-300.

Vergleichbare Bildungen des Tubularkörpers beschreiben BARTH (1970), ALTNER et al. (1970) sowie SCHMIDT (1969).

ALTNER et al. (1970) beschreiben als Variante des Tubularkörpers einen "Gitterkörper" in einer proximalen Anschwellung des distalen Dendriten. Er besteht aus Mikrotubuli, die miteinander durch fädige, elektronendichte Strukturen verstrebt sind.

BARTH (1970) beschreibt bei der Spinne Cupiennius ebenfalls im distalen Abschnitt des Dendriten ein intertubuläres Netzwerk.

Bei SCHMIDT (1969) liegen bei den Skolopidien des Johnston'schen Organs von Chrysopa elektronendichte Strukturen unterhalb des Stiftes in einer Auftreibung der Cilien, die von einem Sensillenliquor umgeben sind. Die elektronendichte Struktur weicht hier von der im Tubularkörper nur insofern ab, als sie nicht so massiv kräftig wie sonst erscheint. Bei Neomyia treten ebenfalls dem Tubularkörper vergleichbare dichte granuläre Strukturen distal vom Basalkörper auf, in einem Bereich, in dem die Dendriten breiter geworden sind. In diesen Strukturen sind jedoch keine Mikrotubuli zu erkennen.

Ähnliche Bildungen sind für Mechanorezeptoren bei Crustaceen weder von SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) für Mechanorezeptoren in der Statocyste von Astacus/Dekapodenkrebsen, noch von WHITEAR (1962) bei Chordotonalorganen von Carcinus maenas beschrieben worden. Auf Abb.28 der Arbeit von WHITEAR (1962) ist im Lumen der distalen Dendriten granuläres Material zu sehen. Die Autorin geht jedoch in der Beschreibung nicht weiter darauf ein.

11. Das "freie" Haar

Das hier beschriebene "freie" Haar zeigt Ähnlichkeiten mit den Sinneshaaren von Dekapodenkrebsen.

SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) haben die Mechanorezeptoren in der Statocyste von *Astacus* strukturell und funktionell untersucht, COHEN (1955, 1960) *Homarus americanus*, und zwar lichtmikroskopisch und elektrophysiologisch.

Bei *Homarus* treten zusätzlich "Fadenhaare" auf, die ohne Verbindung zum Statolithen frei in das Innere der Statocyste hineinragen und von dem Flüssigkeitsstrom innerhalb der Statocyste bewegt werden: sogenannte Rotationsrezeptoren.

Die Basis der Haare ist nach SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) tonnenförmig; COHEN (1955, 1960) bezeichnet die Basis als "Ampulla", die älteren Autoren nennen sie "Haarkugel", u.a. HENSEN (1863), KINZIG (1919). BETHE (1895) zeichnet die Basis für *Mysis flexuosa* nicht tonnenförmig, sondern relativ gerade ein, wie es auch in der hier vorliegenden Untersuchung der Fall zu sein scheint. Eine spezielle Bezeichnung für die Haarbasis nennt er nicht.

Die Entfernung von der Haarbasis zu den drei Rezeptorzellen beträgt nach SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) bis $170\text{ }\mu$. Nach COHEN (1955, 1960) ist die Entfernung von Haarbasis zur Rezeptorzelle unbekannt. Bei *Nemopsis* beträgt die Entfernung von Haarbasis zu den zwei Rezeptorzellen $70\text{--}80\text{ }\mu$. Die älteren Autoren (HENSEN 1863, BETHE 1895, PRENTISS 1901, KINZIG 1919) geben keine Maße für die Entfernung zwischen Haarbasis und Rezeptorzelle an.

Die Dendriten gehen nach SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) und SCHÖNE (1971) proximal von der Basis in ein Versteifungselement, die sogenannte "Chorda", über; sie biegt in Höhe der Haarbasis in den Haarkanal ein und ist weiter distal am Ende des Haarschaftes (SCHÖNE 1971)

befestigt. COHEN (1955,1960) zeichnet die Endbefestigung des Dendriten ebenfalls in dieser Region ein.

Bei *N e o m y s i s* ziehen die Dendriten weit über die Haarbasis und den Knick in den Haarschaft hinein an die Innencuticula des Haares.

Das Haar besitzt nach SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) auf der gegenüberliegenden Seite der Lingula ein Gelenk. Es wird durch eine Versteifung (Zahn, Gegenzahn) und den Schaft gebildet. Bei *N e o m y s i s* ist die Knickinnenseite versteift. Sie nimmt nach proximal (zur Haarbasis) zu, nach distal (Spitze des Haarschaftes) ab. Der Drehpunkt (Fulcrum) liegt im Bereich der Knickinnenseite (s. Abb.37).

COHEN (1955,1960) gibt dazu keine morphologischen Details.

b) Vergleichende Funktionsbetrachtung von Rezeptoren bei Arthropoden

1. Insecta, Chelicerata

α) Hüllzellen

THURM (1970) hat nachgewiesen, daß die Zelle I, vermutlich die tormogene Zelle, bei campaniformen Sensillen von *Musca* eine maßgebliche Rolle bei rezeptorischen Prozessen spielt. Diese Zelle ist wie auch bei HANSEN und HEUMANN (1971), SMITH (1969) zum Lymphraum II septenartig gefaltet. Die Membranen zeigen Granulae, wie sie sonst nur im ionensekretorischen Drüsenepithel von Insektendärmen und Malpighischen Gefäßen vorkommen. Es wird dort die Existenz einer elektrogenen K^+ -Pumpe mit einem hohen transepithelialen Bestandpotential vermutet. Ein etwa gleiches Potential soll nach THURM (1970) bei der Zelle I vorhanden sein.

Es stellt sich die Frage, ob die Vorstellung THURMs auch für *N e o m y s i s* gelten kann; die morphologischen Voraussetzungen, die nach THURM (1970) für eine Funktion einer K^+ -Pumpe vorhanden sein müssen,

- 1) abgedichtete Interzellularspalten,
- 2) aufgefaltete mit Granulae besetzte Membranareale, an denen der K^+ Transport stattfinden kann, sind nur zum Teil erfüllt.

zu 1) Wie auch im Modell bei THURM (1970) beschrieben, tritt bei dem untersuchten Objekt ein sogenannter "Schlußleistenkomplex" auf, d.h. die Interzellularspalten sind an ihrer Ausmündung durch septierte Desmosomen abgedichtet, die mit Desmosomen vom Zonula adhaerens-Typ den Schlußleistenkomplex aufbauen (s. Abb.51 (Zeichnung 4a), Blockdiagramm und Querschnitt 13 - 9, Abbn.23, 30, 31).

Damit wäre die eine morphologische Voraussetzung für die Funktion einer K^+ Pumpe erfüllt.

zu 2) Die zweite morphologische Voraussetzung ist jedoch nur zum Teil erfüllt: Bei *N. e. o. m. y. s. i. s* ist der Membranbereich der Zelle H_2 , die der Zelle I (THURM 1970) entspricht, weder mit Partikeln besetzt noch stark gefaltet.

Daher kann die von THURM geäußerte Hypothese über die Entstehung eines transepithelialen Potentials für *N. e. o. m. y. s. i. s* nur eingeschränkt übernommen werden, da hier nicht entschieden werden kann, ob die Funktion einer K^+ Pumpe ohne Faltung der Membran und ohne Partikelbesatz möglich ist.

B) Tubularkörper (THURM 1964,1965)

Tubularkörper als Differenzierungen der Sinnes Cilien sollen eine Rolle in den distalen Dendritenabschnitten beim Ablauf von Transducer-Prozessen spielen (THURM 1964,1965, NICKLAUS et al. 1967). Wie schon oben erwähnt, weisen viele Mechanorezeptoren von Arthropoden sogenannte Tubularkörper oder vergleichbare Strukturen in den Sinnes cilien auf (SCHMIDT und GNATZY 1971/72, SCHMIDT 1969, CHEVALIER 1969, THURM 1964,1965, NICKLAUS et al. 1967, CHRISTIAN 1971, HANSEN und HEUMANN 1971).

Das Sinnescilium endet entweder mit dem Tubularkörper an der Haarbasis (z.B. HANSEN und HEUMANN 1971) oder die distalen Dendriten ziehen über den Tubularkörper hinaus in die Haarspitze (z.B. SCHMIDT und GNATZY 1972). Als Art und Ort der Umsetzung wird "Kompression" in Höhe dieses Körpers oder eine ihm entsprechende Struktur angenommen, d.h. dieser Teil des distalen Dendriten wird bei einem Abbiegen der Sinneshaare komprimiert (THURM 1964, 1965).

Vergleichbare Bildungen hat u.a. SCHMIDT (1969) beschrieben, und zwar in sogenannten Cilienauftreibungen proximal von der Haarbasis im distalen Dendriten. Sie unterscheiden sich von den üblichen Tubularkörpern sowohl durch die mehr proximale Lage als auch durch die weniger kompakte elektronendichte Struktur. Bei *Neomysis* scheint eine Variante der von SCHMIDT (1969) beschriebenen elektronendichten Struktur vorzuliegen.

Auch die funktionelle Deutung SCHMIDTs (1969, 1970) könnte für Mechanorezeptoren von *Neomysis* zutreffen. SCHMIDT (1969) stellt zwei Möglichkeiten zur Diskussion, die für die Reizaufnahme in Frage kommen:

- 1) Veränderung der Zugspannung "in der Längsachse",
- 2) "Verbiegung der Skolopidien" (= Stift-führende Sensillen bei Arthropoden zwischen Cilienbasis und Stift $\cong$ (cuticulärer Scheide)).

Zu 1) - Nach SCHMIDT (1969) wird die Zugspannung, "die senkrecht am Skolopidium angreift, in eine Kompression und damit in eine Verminderung des Ciliendurchmessers umgesetzt". Die Anordnung bei *Neomysis* spricht ebenfalls für diese Möglichkeit.

Zu 2) - Durch Erhöhung der Zugspannung auf einer Seite kommt es zu einer Stauchung der gegenüberliegenden Seite des Skolopidiums, die in der Folge zu einer Verbiegung der Dendriten mit einseitiger Stauchung führt.

BUSH (1965) und TAYLOR (1967) geben für Chordotonalorgane von Dekapoden crustaceen ebenfalls Verbiegung der Dendriten als Art der Umsetzung von Reiz in Erregung an. Sollte Art der Umsetzung von Reiz in Erregung in den Punkten 1) und 2) zutreffen, müssen die distalen Dendriten an ihrer Basis und Spitze festgelegt sein (s. auch SCHMIDT 1970). Das würde auch für die hier vorliegende Untersuchung zutreffen, da die Wurzelfäden, die sich basalwärts im proximalen Dendriten zur Cilienwurzel vereinigen, der Verankerung dienen könnten bzw. die distalen Enden der Dendriten in die Innencuticula des Haarschaftes eingebettet sind.

Wenn als Möglichkeit für die Reizaufnahme "Erhöhung der Zugspannung" in Betracht kommt, sind als Ort der Umsetzung wohl kaum Strukturen in der Dendritenspitze zu suchen. Die Verlagerung der "reizaufnehmenden Strukturen" bzw. der möglichen Variante des Tubularkörpers weiter nach proximal wäre auf diese Weise zu erklären. Auch die Ausbildung eines Sensillenliquors SL₁ steht nach SCHMIDT (1969, 1970) mit der Verlagerung nach proximal damit in Zusammenhang.

2. Vergleichende Funktionsbetrachtung mit Dekapodenkrebsen

SCHÖNE konnte u.a. (1954) in einer sinnesphysiologischen Arbeit in den Statocysten von Dekapodenkrebsen durch direkte Reizung der Sinneshaare nachweisen, daß die Erregung durch die Abbiegung der Rezeptoren ausgelöst wird. Die erregungsauslösende Kraft ist die Scherung, die am Statolithen angreift und parallel zur Unterlage wirkt. Zusätzlich haben sich SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) in einer elektronenmikroskopischen sowie sinnesphysiologischen Arbeit an den Mechanorezeptoren in der Statocyste von *Astacus* mit der Frage nach Art und Ort der Umsetzung des Primärreizes in Erregung beschäftigt.

Ein typischer Mechanorezeptor in der Statocyste von *Astacus* besteht aus einem langen Haarschaft und einer tonnenförmigen Haarbasis. Das Haar besitzt an einer Seite einen sogenannten Zahn, oberhalb dessen sich ein Gelenk befindet (Fulcrum = Drehpunkt) (s. Abb.53 (Zeichnung 6)). Am Drehpunkt setzt der Haarschaft an. Die 3 rezeptorischen Fortsätze gehen 70 - 170 μ von der Haarbasis entfernt in die Chorda, einen chitinenen Fortsatz, über. Die Chorda biegt, von proximal nahezu parallel zur Statocystenwand kommend, in das Lumen der Haarbasis ein, zieht in den Haarschaft und setzt am Übergang der Lingula zum Haarschaft an.

Die Chorda steht also mit den Sinneszellen und Dendriten in direkter Verbindung. Es ist anzunehmen, daß bei einer Auslenkung des Haares die Sinnesfortsätze oder Sinneszellen über die Chorda mechanisch gedehnt werden, wodurch es zu einer Veränderung an den dendritischen Fortsätzen bzw. Sinneszellen kommt. Nach SCHÖNE (1971) wirkt das Haar wie ein Hebel auf die Chorda, so daß in der Folge ein "Zug" an den dendritischen Fortsätzen auftritt (s. Abb.53 (Zeichnung 6)).

Bei dem Untersuchungsobjekt von COHEN (1955, 1960) könnte man sich einen ähnlichen Mechanismus vorstellen: es wird in der vorliegenden Untersuchung jedoch nicht weiter auf die Arbeiten eingegangen, da es sich nur um eine lichtmikroskopische Untersuchung handelt und erst elektronenmikroskopische Untersuchungen genauere Ergebnisse liefern können.

Der Aufbau eines Mechanorezeptors von *Neomysis* hat Ähnlichkeit mit einem Mechanorezeptor von *Astacus*. Auch hier besteht das Haar aus einem langen Schaft und einer leicht verbreiterten Haarbasis. Die dendritischen Fortsätze ziehen im Gegensatz zu *Astacus* direkt in die Haarbasis und weiter distal in den Haarschaft hinein. Nach ca. 4 μ , von der Haarbasis aus gemessen, knickt der Haarschaft mit den distalen dendritischen Fortsätzen um, und die Dendriten sind weiter distal, indem sie

sich verjüngen, an der Knickaußenseite des Haarschaftes befestigt. Die Spitze des Haares ist ohne Dendriten. Die basale Knickinnenseite ist versteift. Die Knickaußenseite ist erheblich dünner. Die Versteifung verliert sich nach dem Knick wieder zur Spitze des "freien" Haares hin.

Es lassen sich folgende Gemeinsamkeiten im Aufbau bei den Rezeptoren feststellen:

1. Beide Rezeptoren besitzen einen langen Haarschaft mit einer $\perp$ verbreiterten Basis.
2. Die Dendriten sind bei *Neomyxis* in die Haarcuticula der Knickaußenseite eingebettet und befestigt.

Analog dazu ist bei *Astacus* die Chorda in die Cuticula des Haarschaftes (Lingulaseite) eingebettet und befestigt.

3. Wenn das Haar bei *Neomyxis* ausgelenkt wird, muß an der Innenseite des Haares der Drehpunkt liegen, denn diese dürfte zu starr sein, um größere Formänderungen annehmen zu können, wobei ein deutliches Gelenk, wie bei *Astacus*, nicht zu finden ist. Der Drehpunkt befindet sich also sowohl bei *Neomyxis* als auch bei *Astacus* an der Seite des Haares, die starr ist.
4. Bei einer Auslenkung des Haares tritt bei *Neomyxis* wie auch bei *Astacus* ein Zug an den Dendriten auf.

Grundsätzliche für die Funktion bedeutsame Unterschiede sind nicht vorhanden; ein morphologischer Unterschied ist, daß die Dendriten bei *Astacus* proximal von der Haarbasis in eine Chorda übergehen; bei *Neomyxis* ziehen die Dendriten direkt in den Haarschaft. Ein anderer morphologischer Unterschied ist, daß die Chorda einen Knick bei Eintritt in die Haarbasis beschreibt. Außerdem besitzt *Neomyxis* 2, *Astacus* 3 dendritische Fortsätze.

Diese Unterschiede sind jedoch, wie schon oben gesagt,

nicht funktionell von Bedeutung.

Es soll nun hier versucht werden, einmal in einem vereinfachten Schema die Veränderung des Basis-Schaftwinkels des "freien" Haares unter dem Einfluß von Lageänderungen des Tieres anzugeben. Im folgenden wird dabei als Abknickwinkel α der Winkel bezeichnet, der an der Knickinnenseite von der Haarbasis und dem Schaft gebildet wird (s. Abb.54 (Zeichnung 7)). Das Schema geht von folgenden Prämissen aus:

1. Die Sinneshügel beider Statocysten sind in der Normallage um 45° gegenüber der Sagittalebene geneigt und die Oberflächen beider Sinneshügel stehen nahezu senkrecht aufeinander.
2. Der Stein wird von den Haaren über dem Sinneshügel elastisch gehalten.
3. Die Basis der Sinneshaare ist auf der Innenseite so versteift, daß der Austrittswinkel β aus dem Sinneshügel konstant sei.
4. Der Drehpunkt wird an der Innenseite des Haares liegend angenommen.
5. Bei Änderung der Lage des Tieres (Drehung um die Längsachse) soll sich nur der Abknickwinkel verändern.
6. Der Abknickwinkel α wird durch die Komponente $\vec{g} \perp$ (senkrecht) bestimmt, die den Stein auf den Sinneshügel drückt oder von ihm wegzieht.

Wir untersuchen nun die qualitative Änderung dieser Abknickwinkel bei 2 ausgezeichneten Stellungen des Tieres im Vergleich zur Normal- oder Ruhelage, sowie die sich daraus ergebenden unterschiedlichen Dehnungen der Dendriten gleichfalls im Vergleich zur Normal- oder Ruhelage. Die Drehung soll in der Längsachse erfolgen.

1. Normal- oder Ruhelage:

Die Längsachse des Tieres liegt horizontal, die Hochachse steht vertikal (erdbezogen).

2. Drehung des Tieres um 45° um die Längsachse.

3. Drehung des Tieres um 90° um die Längsachse.

Wir zerlegen die Schwerkraft $\vec{g}$ in Komponenten:

$\vec{g} \perp$ (senkrecht), $\vec{g} \parallel$ (parallel) zur Oberfläche des Sinneshügels.

$\vec{g} \perp$ ist ein Maß für den Abknickwinkel am Drehpunkt.

Zu 1. In der Normallage / Ruhelage beträgt die Neigung des Sinneshügels 45° gegenüber der Sagittalebene. Der Abknickwinkel α_0 wird bestimmt durch die Schwerkraftkomponente $\vec{g} \perp$, die den Stein auf den Sinneshügel drückt. Die Komponente $\vec{g} \perp$ ist $\approx \vec{g} \cdot \sin 45^\circ$. Das gilt in der Normallage für beide Statocysten. Es kommt bei beiden zu einer etwa gleich großen Dehnung der Dendriten (s. Abb.54 (Zeichnung 7)).

Zu 2. Drehung des Tieres um 45° um die Längsachse.

Bei der rechten Statocyste wirkt die Schwerkraft parallel zur Oberfläche des Sinneshügels, d.h. $\vec{g} \perp = 0$, $\vec{g} \parallel = \vec{g}$. Der Abknickwinkel α ist größer als in der Normallage ($\alpha_2 > \alpha_0$); es kommt zu einer geringeren Dehnung der Dendriten als in der Ruhelage. Bei der linken Statocyste wirkt die Schwerkraft senkrecht auf den Sinneshügel, d.h. der Abknickwinkel α ist kleiner als in der Ruhelage ($\alpha_1 < \alpha_0$). $\vec{g} \perp = \vec{g}$, die Dehnung der Dendriten ist stärker als in der Ruhelage.

Zu 3. Drehung des Tieres um 90° um die Längsachse.

Für die rechte Statocyste wirkt $\vec{g} \perp$ vom Sinneshügel fort nach außen. Die Komponente $\vec{g} \perp$ ist $\approx \vec{g} \cdot \sin 45^\circ$, Der Abknickwinkel α ist größer als

in der Ruhelage ($\alpha_4 > \alpha_0$); es kommt zu einer stärkeren Dehnung der Dendriten als in der Ruhelage.

Für die linke Statocyste ergeben sich die gleichen Abknickwinkel wie für beide Statocysten in der Ruhelage ($\alpha_3 \approx \alpha_0$).

Aus diesen Überlegungen folgt, daß die Dendriten in den verschiedenen Lagen des Tieres unterschiedlich stark gedehnt werden. Eine Dehnung (Zug) an den dendritischen Fortsätzen geben auch SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) für Dekapodenkrebse an.

c) Überlegungen zum Halterungs- bzw. Auflage- mechanismus des Steines

Bei *N e o m y s i s* sind die Sinneshaare im allgemeinen in einer Reihe hufeisenförmig angeordnet, auf wenigen elektronenmikroskopischen Schnitten sind zwei Haare hintereinander zu sehen.

Für die Befestigung der Haare im Stein sind zwei Möglichkeiten denkbar:

1. Die Haare sind am Stein angeklebt.
2. Die Haare sind in Kanälen im Stein verankert.

Auf rasterelektronenmikroskopischen Bildern, die von in BOUIN-DUBOSQUE-BRASIL fixierten Objekten stammen, ist der Stein von einer dünnen Haut, die an manchen Stellen abplatzt, überzogen (s. Abb.11). Man könnte vermuten, daß die Haut aus einer schleim- oder gallertartigen Substanz besteht bzw. daß die ganze Höhlung der Statocyste mit einer Gallerte gefüllt ist, so daß damit eine gewisse Dämpfung des Steins gegeben wäre. Diese gallertartige oder schleimige Substanz könnte von den Drüsenzellen, die bei *N e o m y s i s* in der Mitte des Sinneshügels und im Innenraum des Hufeisens liegen, sezerniert werden. Die Drüsenzellen sind u.a. von LANG und YONGE (1935) für *Homarus vulgaris* beschrieben worden

sowie auch von älteren Autoren (PRENTISS 1901 für *Cambarus affinis* und *Carcinus maenas*, KINZIG 1919 für zahlreiche Dekapoden). Bei *Carcinus maenas* und *Cambarus affinis* sind die Drüsenzellen direkt unter dem Integument der Statocyste im Bereich der Sinneshaare angeordnet. Bei *Homarus* liegen die Drüsenzellen verstreut im Epithel der Statocyste und ihre Ausführungsgänge öffnen sich in die Höhlung der Statocyste. Die Drüsen geben nach LANG und YONCE (1935) ein hyalines Sekret ab, womit die Haare mit dem Stein verklebt sein sollen.

Eine Gallertsubstanz gibt auch DE VRIES (1950) im Sacculus für Schleie an, wo der Stein praktisch nur auf dem Epithel gleitet; die Gallertsubstanz bewirkt nach DE VRIES (1950), daß sich der Statolith nicht senkrecht zum Epithel bewegen kann.

Gegen diese Möglichkeit aber, daß die Haare am Stein angeklebt sind, spricht, daß nach lichtmikroskopischen Bildern keine Gallerte um den Stein ausgebildet zu sein scheint. Sie ist allerdings eventuell nicht sichtbar zu machen.

Auf rasterelektronenmikroskopischen Bildern zeigen unfixierte Steine keine Haut, die den Stein umgibt und gallertartigen Ursprungs ist. Es könnte sich also bei der Haut der fixierten Steine um ein Artefakt handeln. Sollte doch eine Gallerte vorhanden sein, ist sie vielleicht durch die Fixierung zur Haut geworden.

Man kann annehmen, daß die Drüsenzellen nicht eine Gallerte, sondern vielleicht die Rohsubstanz für den Stein sezernieren. Anscheinend wird der Stein nicht von außen eingelagert, wie es bei Dekapodenkrebsen der Fall ist, sondern wird vom Tier selbst gebildet. Dafür spricht eine deutliche Strukturierung des Steins (konzentrische und radiäre Streifung).

Gegen die Annahme, daß die Haare an dem Stein angeklebt sind, spricht auch die Tatsache, daß bei unbehandelten Objekten der Stein auf seiner Unterseite 25-27 Kanäle

in hufeisenförmiger Anordnung aufweist. Die Kanäle besitzen einen unterschiedlichen Durchmesser, in die meist einzelne Haare, in einer Reihe angeordnet, ziehen. Ausnahme: gegenüber der Öffnung des Hufeisens, wo 2 x 2 Kanäle hintereinander angeordnet sind und in die jeweils 2 Haare hintereinander ziehen.

G. Zusammenfassung

Gegenstand der licht-, raster- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen war die *Statocyste* von *Neomysis integer* und deren *Mechanorezeptoren*.

Die paarigen Statocysten befinden sich im 6. abdominalen Beinpaar im jeweiligen Uropoden-Endopoditen; Länge 390-410 μ , Breite bis 340 μ , Höhe 240 μ . Die Statocyste scheint dorsal an der Außenseite des Endopoditen und am hinteren Ende der Cyste eine kleine Öffnung zu besitzen, so daß das vermutlich mit Flüssigkeit gefüllte Lumen dieser Cyste demnach nicht von der Außenwelt abgeschlossen ist.

Der Sinnesbügel (Länge 220 μ , Breite 140-160 μ , Höhe 40-60 μ (an der Basis)) liegt nicht genau ventral, sondern ist um ca. 45° gegenüber der Sagittalebene geneigt.

Auf dem Polster scheinen die Haare im allgemeinen in einer Reihe hufeisenförmig angeordnet zu sein, auf wenigen elektronenmikroskopischen Schnitten sind 2 x zwei Haare hintereinander zu sehen. Die Öffnung des Hufeisens zeigt nach innen und distalwärts.

In der Mitte des Hufeisens liegt der von oben gesehene runde Stein, von der Seite bzw. auf Quer- und Längsschnitten sieht er schwach nierenförmig aus. Bei unfixierten Steinen sind auf der Unterseite in hufeisenförmiger Anordnung 26-27 Kanäle unterschiedlichen Durchmessers zu erkennen, in die einzelne Haare ziehen. Ausnahme: gegenüber der Öffnung des Hufeisens, wo einzelne Kanäle mit den Haaren hintereinander angeordnet sind.

Der Halterungsmechanismus ist die Verankerung der Haare in den Kanälen im Stein.

Das Sensillum mißt in der Länge 110-140 μ , das "freie" Haar 40-50 μ . Der Durchmesser des "freien" Haares mißt ca. 2 μ . Das Sensillum besteht aus zwei Sinneszellen

mit je einem am distalen Zellpol entspringenden Dendriten. Die Dendriten sind in proximale und distale Abschnitte gegliedert. An der Übergangsstelle zwischen beiden befindet sich eine Ciliarstruktur.

Die proximalen Dendriten sind von 2 Hüllzellen, die distalen von 3-(6), proximal von der Haarbasis von 2 Hüllzellen umgeben.

Nach vorliegenden Bildern von Haarbildungsstadien ist anzunehmen, daß die bei Neomysis als H_1 bezeichnete Zelle die cuticuläre Scheide bildet, H_2 (trichogene Zelle) das Haar durch Cuticulaabscheidung und H_3 (tormogene Zelle) die Haarbasis.

In der innersten Hüllzelle tritt eine elektronendichte Struktur vom Beginn der proximalen Dendriten bis zur Haarbasis auf.

Ein Sensillenliquor I (ERNST 1969) (Sl_1) ist bis zur Haarbasis sowohl in den proximalen als auch distalen Abschnitten der Dendriten zwischen H_1 und Dendriten bis zur Haarbasis vorhanden. Ein zweiter Sensillenliquor (Sl_2) ist distal von der Haarbasis ausgebildet.

Die Sinneshaare scheinen licht-, raster- und elektronenmikroskopischen Aufnahmen zufolge distal von ihrer Basis (Länge $4-6/\mu$) abzuknicken. Die Knickinnenseite erscheint versteift, die Cuticula der Knickaußenseite ist erheblich dünner. Die Versteifung der Innenseite nimmt nach distal ab, nach proximal zu. Die Dendriten verjüngen sich distal, sind in die Innencuticula der Knickaußenseite des Schaftes eingebettet und enden kurz danach.

Die Feinstruktur der Mechanorezeptoren von *N e o m y s i s* wird mit Insekten/Cheliceraten und (anderen) Krebs-sensillen verglichen und einem funktionellen Vergleich unterzogen.

Die elektronendichte, im Querschnitt quaderförmige im Längsschnitt spindelförmige Struktur in den Dendriten, distal von der Region des Basalkörpers gelegen, könnte

als Variante des bei Insektensensillen vorkommenden Tubularkörpers gedeutet werden, in Übereinstimmung mit SCHMIDT (1969/1970).

SCHMIDT (1970) stellt hierbei zwei Möglichkeiten für die Reizaufnahme zur Diskussion:

- 1) Veränderung der Zugspannung in der Längsachse
- 2) Verbiegung der "Skolopidien" zwischen Cilienbasis und Stift.

Die Anordnung bei Neomysis spricht für die Möglichkeit 1).

Die Mechanorezeptoren von *N e o m y s i s* zeigen ähnliche Verhältnisse in Bau und Funktion zu Mechanorezeptoren von *Astacus*/Dekapoda (SCHÖNE und STEINBRECHT 1968, SCHÖNE 1971).

- 1) Beide Rezeptoren besitzen einen langen Haarschaft mit einer mehr oder weniger verbreiterten Basis.
- 2) Die Dendriten sind bei *N e o m y s i s* in die Cuticula der Knickaußenseite eingebettet und befestigt. Analog dazu ist die Chorda in die Haarcuticula des Haarschaftes (Lingulaseite) eingebettet und befestigt.
- 3) Der Drehpunkt (Fulcrum) des Haares liegt bei *Astacus* wie auch vermutlich bei *N e o m y s i s* an der Seite des Haares, die starr ist.
- 4) Bei einer Auslenkung des Haares tritt bei *Astacus* wie auch bei *N e o m y s i s* hauptsächlich ein "Zug" an den dendritischen Fortsätzen auf.

Morphologische Unterschiede, die jedoch funktionell nicht von Bedeutung sind:

- 1) Bei *N e o m y s i s* ziehen die Dendriten direkt in den Haarschaft hinein, bei *Astacus* gehen sie proximal von der Haarbasis in eine Chorda über.
- 2) Die Chorda beschreibt bei *Astacus* beim Eintritt in die Haarbasis einen Knick.

- 3) Die Sinneshaare besitzen bei *N e o m y s i s*
2, bei *Astacus* 3 dendritische Fortsätze.

Die qualitativen Änderungen der Abknickwinkel α (gebildet an der Knickinnenseite von der Haarbasis und dem Schaft), sowie die sich daraus ergebenden unterschiedlichen Dehnungen der Dendriten werden in Vergleich zur Normal- oder Ruhelage untersucht.

Aus den Überlegungen folgt, daß die Dendriten in den verschiedenen Lagen unterschiedlich stark gedehnt werden. Eine Dehnung (Zug) an den dendritischen Fortsätzen geben auch SCHÖNE und STEINBRECHT (1968), SCHÖNE (1971) an.

Literaturverzeichnis

Historische Literatur:

AELIANUS, C.P.

De natura animalium, libri XVII.

Apud Philippum Albertum Colonnae Allobrogum M.D.C. XVI 1616

BAUER, V.

Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden mit besonderer Berücksichtigung der doppelsinnigen Reizbarkeit der Augen.

Z. allgem. Physiol. 8, 343-370 1908

BEER, T.

Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunction. I. Über den angeblichen Gehörsinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen.

Arch. ges. Physiol. Pflügers, 73, 1-41 1898

BEER, T.

Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunction. II. Versuche an Crustaceen (Penaeus membranaceus).

Arch. ges. Physiol. Pflügers, 74, 364-382 1899

BETHE, A.

Die Otocyste von Mysis.

Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Tiere 8, 544-564 1895

BETHE, A.

Das Nervensystem von Carcinus maenas.

Arch. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. 50, 460-546 1897

BREUER, J.

Über die Funktion der Otolithenapparate.

Arch. ges. Physiol. Pflügers, 48, 195-306 1891

BUDDENBROCK, W. v.

Über die Orientierung der Krebse im Raum.

Zool. Jb., Zool. Physiol. 34, 479-514 1914

CLAUS, C.

Über das Verhalten der nervösen Endapparate an den Sinneshaaren der Crustaceen.

Zool. Anz., Jahrg. 14, 363-368 1891

DELAGE, Y.

Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organs d'orientation locomotrice.

Arch. Zool. exp. et gen., Ser. 2, 5, 1-26 1887

FARRE, A.

On the organ of hearing in Crustacea.

Phil. Trans. Roy. Soc. London, B133, 233-242 1843

FREY, H., und LEUCKART, R.

Beiträge zur Kenntnis wirbelloser Thiere, mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des Norddeutschen Meeres. Braunschweig

1847

- FRÖHLICH, A.
Studien über die Statocysten wirbelloser Tiere.
II. Mitt.: Versuche an Krebsen.
Arch. ges. Physiol. Pflügers, 103, 149-168 1904
- HENSEN, V.
Studien über das Gehörorgan der Decapoden.
Z. wiss. Zool. 13, 319-412 1863
- KINZIG, H.
Untersuchungen über den Bau der Statocysten
einiger dekapoden Crustaceen.
Verhandl. naturhist.-med. Ver. Heidelberg 14, 1-90 1919
- KREIDL, A.
Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlab-
rinthes. (II. Mitth.) Versuche an Krebsen.
Sitzber. Akad. Wiss. Wien Math. naturw. Kl.
Abt. III 102, 149-174 1893
- KÜHN, A.
Die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichtes
bei Krebsen.
Verhandl. deut. zool. Ges. 24, 262-277 1914
- LANG, D., and YONGE, C.M.
The function of the tegmental glands in the
statocyst of Homarus vulgaris.
I. Marine Biol. Assoc. United Kingdom 20, 333-339 1935
- LEUCKART, R.
Über die Gehörwerkzeuge der Krebse.
Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 19, I, 253-265 1853
- MAGNUS, R.
Körperstellung.
Berlin, Springer 1924
- MINASI, A.
Dissertazione seconda su de'timpanetti dell'udito
scovati nel granchio paguro, e sulla bizzarra di
lui vita.
Napoli 1775
- PANNING, A.
Die Statocyste von Astacus fluviatilis (Potamobius
astacus Leach) und ihre Beziehungen zu den sie um-
gebenden Geweben.
Zeitschr. f. wiss. Zool. 123 1924
- PRENTISS, C.W.
The otocyst of decapod Crustacea.
Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 36, 167-254 1901
- RATH, O. vom
Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen.
Zool. Anzeiger, Jahrg. 14, 195-200, 205-214 1891
- RATH, O. vom
Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sen-
siblen Nervensystems der Arthropoden.
Zeitschr. f. wiss. Zool. 61, 499-539 1896

- RETZIUS, G.
Das sensible Nervensystem der Crustaceen.
Biol. Untersuchungen, Stockholm, 7, 12-18 1895
- ROSENTHAL, C.
Über die Geruchssinne der Insekten.
Reil's Arch. f. Physiol. 10, 427-439 1811
- SARS, G.O.
Histoire naturelle des crustaces de l'eau
douce de Norvège, 145 1867
- STEINER
Sur la fonction des canaux semicirculaires.
CR. Acad. Sc. Paris, 104 1887
- TREVIRANUS, G.R.
Biologie oder Philosophie der lebenden Natur,
für Naturforscher und Aerzte.
VI, Göttingen 1802-22
- VERWORN, M.
Gleichgewicht und Otolithenorgan.
Arch. f. ges. Physiol. 50, 423-472 1891

Neuere Literatur:

- ADAM, H., und CZIHAK, G.
Großes Zoologisches Praktikum, Teil 1: Arbeits-
methoden der makroskopischen und mikroskopischen
Anatomie.
Stuttgart, G.Fischer Verlag (1964).
- ALTNER, H., ERNST, K.-D., KARUHIZE, G.
Untersuchungen am Postantennalorgan der Collem-
bolen (Apterygota). I. Die Feinstruktur der post-
antennalen Sinnesborste von *Sminthurus fuscus* (L.).
Z. Zellforsch. 111, 263-285 (1970).
- BARTH, F.C.
Der sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane
(*Cupiennius salei* Keys. Araneae).
Z. Zellforsch. 112, 212-246 (1971).
- BLANEY, W.M., CHAPMAN, R.F.
The fine structure of the terminal sensilla on the
maxillary palps of *Schistocerca gregaria* (Forsk.)
(Orthoptera. Acrididae).
Z. Zellforsch. 99, 74-97 (1969).
- BLANEY, W.M., CHAPMAN, R.F., COOK, A.G.
The structure of the terminal sensilla on the
maxillary palps of *Locusta migratoria* (L.), and
changes associated with moulting.
Z. Zellforsch. 121, 48-68 (1971).

- BORG, T.K., NORRIS, D.M.
Ultrastructure of sensory receptors on the antennae of *Scolytus multistriatus* (Marsh.).
Z. Zellforsch. 113, 13-28 (1971).
- BUSH, B.M.H.
Proprioception by the coxo-basal chordotonal organ, CB, in the legs of the Crab *Carcinus maenas*.
J. exp. Biol. 42, 285-297 (1965).
- CHEVALIER, R.L.
The fine structure of campaniform sensilla on the halteres of *Drosophila melanogaster*.
J. Morph. 128, 443-464 (1969).
- CHRISTIAN, U.
Zur Feinstruktur des Trichobothrien der Winkelspinne *Tegenaria derhami* (Scopoli) (Agelenidae, Araneae).
Cytobiol. 172-185 (1971).
- COHEN, M.J.
The function of receptors in the statocyst of the lobster *Homarus americanus*.
J. Physiol. 130, 9-34 (1955).
- COHEN, M.J.
The response patterns of single receptors in the crustacean statocyst.
Proc. Roy. Soc. (London) B 152, 30-49 (1960 b).
- CORBIERE-TICHANE, G.
Ultrastructure des organes chordotonaux des pieces cephaliques, chez la larve du *Speophyes lucidulus* Delar. (Coleoptère Cavernicole de la sous-famille des Bathysciinae).
Z. Zellforsch. 117, 275-302 (1971).
- DIJKGRAAF, S.
Rotationssinn nach dem Bogengangprinzip bei Crustaceen.
Experientia (Basel) 11, 407-409 (1955).
- DIJKGRAAF, S.
Structure and functions of the statocyst in crabs.
Experientia (Basel) 22, 394-399 (1956).
- ELLIOT, G.F., HUXLEY, A.F., and WEIS-FOGH, T.
On the structure of resilin.
J. molec. Biol. 13, 791-795 (1965).
- ERNST, K.-D.
Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera).
Z. Zellforsch. 94, 72-102 (1969).
- FAWCETT, D.W.
Cilia and flagella. In: The Cell, Biochemistry, physiology, morphology (J.Brachet, Mirsky, A.E., eds.), Vol. II, p. 217-298. New York: Academic Press (1961).
- FOELIX, R.F.
Structure and function of tarsal sensilla in the spider *Araneus diadematus*.
J. Exp. Zool. 175, 99-124 (1970).

- FOELIX, R.F., and AXTELL, R.C.
Fine structure of tarsal sensilla in the tick
Amblyomma americanum (L.).
Z. Zellforsch. 114, 22-37 (1971).
- GIBBONS, J.R.
The relationship between the fine structure and
direction of beat in gill cilia of a lamellibranch
mollusc.
J. biophys. biochem. Cytol. 11, 179 (1961).
- GLAUERT, A.M., and GLAUERT, R.H.
Araldite as an embedding medium for electron micro-
scopy.
J. Biophys. Biochem. Cytol. 4, 191-194 (1958).
- GRAY, E.G.
The fine structure of the insect ear.
Phil. Trans. B, 243, 75-94 (1960).
- GRIMSTONE, A.V., KLUG, A.
Observations on the substructure of flagellar fibres.
J. Cell Sci. 1, 351-362 (1966).
- HANSEN, K., HEUMANN, H.-G.
Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege
Phormia terraenovae Rob.-Desv.
Z. Zellforsch. 117, 419-442 (1971).
- HOLST, E. v.
Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen.
Z. vergl. Physiol. 32, 60-120 (1950 a).
- HYDEN, H.
The neuron. In: J.Brachet and A.E.Mirsky (eds.).
The cell. Biochemistry, physiology, morphology, Vol. 4.
New York: Academic Press 1960.
- KINNE, O.
Neomysis vulgaris Thompson, eine autökologische Studie.
Biol. Zbl. 74, 160-202 (1955).
- KREUTZBERG, G.W.
Neuronal dynamics and axonal flow. IV. Blockage of intra-
axonal enzyme transport by colchicine.
Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) 62, 722-728 (1969).
- KÜMMEL, G., CLAASSEN, H., KELLER, R.
Zur Feinstruktur von Cuticula und Epidermis beim Fluß-
krebs *Orconectes limosus* während eines Häutungszyklus.
Z. Zellforsch. 109, 517-551 (1970).
- LAWRENCE, P.A.
Development and determination of hairs and bristles
in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae)
(Hemiptera).
J. Cell Sci. 1, 475-498 (1966).
- LOCKE, M.
The structure and formation of the integument in In-
sects. In: Rockstein, The physiology of insecta,
vol. III, p. 379-470. New York: Academic Press 1964.

- MARTINEZ, MARTINEZ, P., DAEMS, W.Th.
Les phrases précoces de la formation des cils et le problème de l'origine du corpuscule basal.
Z. Zellforsch. 87, 46-68 (1968).
- MORAN, D.T., CHAPMAN, K.M., and ELLIS, R.A.
The fine structure of cockroach campaniform sensilla.
J. Cell Biol. 48, 155-173 (1971).
- MORITA, H.
Electrical signs of taste receptor activity.
Proc. 3. intern. Symp. Olfaction and Taste 3, 370-381 (1969).
- MORITA, H., TAKEDA, K.
Initiation of spike potentials in contact chemosensory hairs of insects: II) The effect of electric current on tarsal chemosensory hairs of Vanessa.
J. cell. and comp. Physiol. 54, 177-187 (1959).
- MOULINS, M.
Les cellules sensorielles de l'organe hypopharyngien de *Blabera craniifer* Burm. (Insecta, Dictyoptera).
Etude du segment ciliaire et des structures associées.
C.R. Acad. Sci. (Paris) 265, 44-47 (1967).
- MOULINS, M.
Les sensilles de l'organe hypopharyngien des *Blabera craniifer* Burm. (Insecta, Dictyoptera).
J. Ultrastruct. Res. 21, 474-513 (1968).
- NICKLAUS, R., LUNDQUIST, P., WERSÄLL, J.
Elektronenmikroskopie am sensorischen Apparat der Fadenhaare auf den Cerci der Schabe *Periplaneta americana*.
Z. vergl. Physiol. 56, 412-415 (1967).
- NOIROT-TIMOTHEE, C., NOIROT, Ch.
Attache de microtubules sur la membrane cellulaire dans le tube digestif des Termites.
J. Microscopie 5, 325-336 (1966).
- NOIROT, Ch., NOIROT-TIMOTHEE, C.
La cuticle proctodéale des insectes. II. Formation durant la mue.
Z. Zellforsch. 113, 361-387 (1971).
- OVERTON, J.
Microtubules and microfibrils in morphogenesis of the scale cells of *Ephestia kühniella*.
J. Cell Biol. 29, 293-305 (1966).
- PALADE, G.E.
A study of fixation for electron microscopy.
J. exp. Med. 95, 285-297 (1952).
- PERRY, M.M.
Further studies on the development of the eye of *Drosophila melanogaster*. II. The interommatidial bristles.
J. Morph. 124, 249-262 (1968).

- REIMER, L.
Elektronenmikroskopische Untersuchung - und
Präpariermethoden.
Berlin, Heidelberg, New York 1967.
- REYNOLDS, E.S.
The use of lead citrate at high pH as an electron
opaque stain in electron microscopy.
J. Cell Biol. 17, 208-212 (1963).
- RICHARDSON, K.C., JARRET, L.J., FINKE, E.H.
Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning
in electron microscopy.
Stain Technol. 35, 313-323 (1960).
- RICHTER, S.
Unmittelbarer Kontakt der Sinneszellen cuticularer
Sinnesorgane mit der Außenwelt. Eine licht- und
elektronenmikroskopische Untersuchung der chemo-
rezeptorischen Antennensinnesorgane der Calliphora
Larven.
Z. Morph. Ökol. Tiere, 52, 171-196 (1962).
- RICHTER, S.
Die feinstruktur des für die mechanoreception wich-
tigen bereichs der stellungshaare auf dem prosternum
von Calliphora erythrocephala Mg (Diptera).
Z. Morph. Ökol. Tiere, 54, 202-218 (1964).
- ROSS, J.
Microtubules and the development of the corkscrew
region of a mealybug sperm bundle.
Tissue & Cell 3, 35-56 (1971).
- ROTH, L.E., PIHLAJA, D.J., SHIGENAKA, Y.
Microtubules in the Helizoan axopodium. I. The
gradiation hypothesis of allosterism in structural
proteins.
J. Ultrastruct. Res. 30, 7-37 (1970).
- SABATINI, D.D., BENSCH, K., BARNETT, R.J.
Cytochemistry and electron microscopy. The preser-
vation of cellular ultrastructure and enzymatic
activity by aldehyde fixation.
J. Cell Biol. 17, 19-58 (1963).
- SCHMIDT, K.
Vergleichendmorphologische Untersuchungen über den
Feinbau der Ciliarstrukturen in den Skolopidien des
JOHNSTON'schen Organs holometaboler Insekten.
Verh. Dtsch. Zool. Ges. Köln, Stuttgart, G.Fischer
Verlag, 88-91 (1970).
- SCHMIDT, K.
Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im
Pedicellus der Florfliege Chrysopa Leach (Chryso-
podae, Planipennia).
Z. Zellforsch. 99, 357-388 (1969).

SCHMIDT, K., GNATZY, W.

Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae).

I. Die Faden- und Keulenhaare.

Z. Zellforsch. 122, 190-209 (1971).

SCHMIDT, K., GNATZY, W.

Die Feinstruktur der Sinnesorgane auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae).

II. Die Häutung der Faden- und Keulenhaare.

Z. Zellforsch. 122, 210-226 (1971).

SCHMIDT, K., GNATZY, W.

Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae).

III. Die kurzen Borstenhaare.

Z. Zellforsch. 126, 206-222 (1972).

SCHMIDT, K., GNATZY, W.

Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae).

IV. Die Häutung der kurzen Borstenhaare.

Z. Zellforsch. 126, 223-239 (1972).

SCHMITT, F.O.

Fibrous proteins - neuronal organelles.

Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) 60, 1092-1101 (1968) (Rev.).

SCHÖNE, H.

Die statische Gleichgewichtsorientierung dekapoder Crustaceen.

Verh. Dtsch. Zool. Ges. 16, 157-162 (1951).

SCHÖNE, H.

Zur Funktion der Dekapodenstatocyste.

Verh. Dtsch. Zool. Ges. 17, 89-96 (1952).

SCHÖNE, H.

Statocystenfunktion und statische Lageorientierung bei dekapoden Krebsen.

Z. vergl. Physiol. 36, 241-260 (1954).

SCHÖNE, H.

Über den optischen Lageapparat der Krebse.

Verh. dtsch. Ges. Erlangen 1955.

SCHÖNE, H.

Kurssteuerung mittels der Statocysten (Messungen an Krebsen).

Z. vergl. Physiol. 39, 235-240 (1957).

SCHÖNE, H.

Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. *Ergebn. Biol.* 21, 161-209 (1959).

SCHÖNE, H., SCHÖNE, H.

Integrated Function of Statocyst and Antennular Proprioceptive Organ in the Spiny Lobster.

Naturwiss. 54, pp. 289 (1967).

SCHÖNE, H.

Fine Structure of Statocyst Receptor of *Astacus fluviatilis*.

Nature, Vol. 220, No. 5163, pp. 184-186 (1968).

- SCHÖNE, H.
Symposion on Gravity and the Organism.
(edit. by COHEN, M.J., GORDON, S.A.).
The University of Chicago Press, Ltd., London 1971.
- SLIFER, E.H.
Sense organs on the antennal flagella of earwigs
(Dermaptera) with special reference to those of
Forficula auricularia.
J. Morph. 122, 63-79 (1967).
- SLIFER, E.H.
The structure of arthropod chemoreceptors.
A. Rev. Ent. 15, 121-142 (1970).
- SLIFER, E.H., PRESTAGE, J.J., BEAMS, H.W.
The fine structure of the long basiconic sensory pegs
of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae) with special
reference to those on the antenna.
J. Morph. 101, 359-397 (1957).
- SLIFER, E.H., SEKHON, S.S.
Fine structure of the sense organs on the antennal
flagellum of a flesh fly. *Sarcophaga argyrostoma* R.-D.
(Diptera, Sarcophagidae).
J. Morph. 114, 185-207 (1964).
- SLIFER, E.H., SEKHON, S.S.
Some evidence for the continuity of ciliary fibrils
and microtubules in the insect sensory dendrite.
J. Cell Sci. 4, 527-540 (1969).
- SMITH, D.S.
The fine structure of haltere sensilla in the blowfly,
Calliphora erythrocephala (Meig.), with scanning
electron microscopic observations on the haltere surface.
Tissue & Cell 1, 443-484 (1969).
- SNODGRASS, R.E.
The morphology of insect sense organs and the sensory
nervous system.
Smithson. misc. Collns. 77, 1-80 (1926) (Rev.).
- STRUGGER, S.
Die Uranylkontrastierung für die elektronenmikro-
skopische Untersuchung der Pflanzenzellen.
Naturwiss. 43, 357 (1956).
- STUART, A.M., SATIR, P.
Morphological and functional aspects of an insect
epidermal gland.
J. Cell Biol. 36, 527-549 (1968).
- TANI, E., AMETANI, T.
Substructure of microtubules in brain nerve cells
as revealed by ruthenium red.
J. Cell Biol. 46, 159-165 (1970).
- TATTERSALL, W.M.
British Mysidacea.
Ray Soc. 136 (1951).

TAYLOR, R.C.

The anatomy and adequate stimulation of a chordotonal organ in the antennae of a hermit crab.
Comp. Biochem. Physiol. 20, 709-717 (1967).

THURM, U.

Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee:
Fine structure and stimulus mechanism.
Science 145, 1063-1065 (1964).

THURM, U.

An insect mechanoreceptor. Part I: Fine structure and adequate stimulus.
Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 30, 75-82 (1965).

THURM, U.

Untersuchung zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände.
Verh. Dtsch. Zool. Ges. Köln 1970, S. 79-87. Stuttgart: Fischer 1970.

UGA, S., KUBAWARA, M.

The fine structure of the campaniforme sensillum on the haltere of the fleshfly. *Boettcherisca peregrina*.
Electron Microscopy 16, 302-312 (1967).

VRIES, H. de

The mechanism of the labyrinth otoliths.
Acta oto-laryng. (Stockh.) 38, 262-273 (1950).

WEIS-FOGH, T.

A rubber-like protein in insect cuticle.
J. Exp. Biol. 37, 889-907 (1960).

WHITEAR, M.

The fine structure of crustacean Proprioceptors.
I. The chordotonal organs in the legs of the shore crab *Carcinus maenas*.
Phil. Trans. B. 245, 291-325 (1962).

WIGGLESWORTH, V.B.

The nutrition of the central nervous system in the Cockroach *Periplaneta americana* L. The role of perineurium and glial cells in the mobilization of reserves.
J. exp. Biol. 37, 500-512 (1960).

WOLFF, H.G.

Einige Ergebnisse zur Ultrastruktur der Statocysten von *Limax maximus*, *Limax flavus* und *Arion empiricorum* (Pulmonata).
Z. Zellforsch. 100, 251-270 (1969).

WUERKER, R.B., PALAY, S.L.

Neurofilaments and microtubules in anterior horn cells of the rat.
Tissue and Cell 1, 387-402 (1968). (Zit. bei F.O.SCHMITT, 1969).

ZACHARUK, R.V.

Exuvial sheaths of sensory neurones in the larva of *Ctenicera destructor* (Brown) (Coleoptera, Elateridae).
J. Morph. 111, 35-47 (1962).

Nachtrag zum Literaturverzeichnis:

HAUPT, J.

Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen
(Myriapoda).

I. Elektronenmikroskopische Untersuchungen des Tricho-
bothriums von *Scutigerella immaculata* Newport.

Z. Zellforsch. 110, 588-599 (1970).

LARSEN, R.

The fine structure of the labellar chemosensory hairs
of the blowfly *Phormia regina* Meig.

J. Insect. Physiol. 8, 683-691 (1962).

PETERS, W.

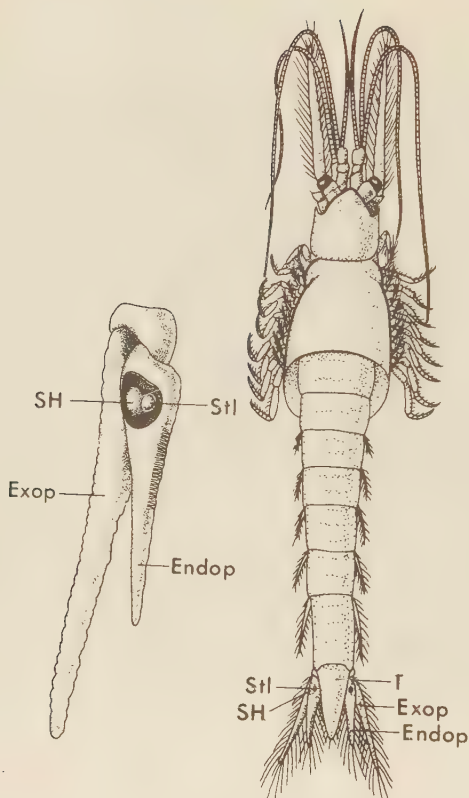
Die Sinnesorgane an den Labellen von *Callyphora erythro-*
cephala Meig. (Diptera).

Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 259-320 (1965).

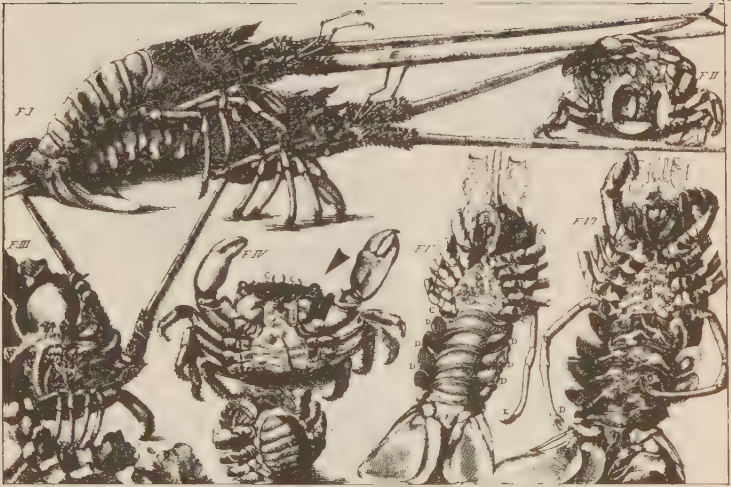
Abkürzungen

A	= Axone
AW	= Außenwand des Endopoditen
B	= Basalkörper
Bo	= Borsten
C ₁ , C ₂ , C ₃	= Cuticulaeschichten des Sinneshaares
CF	= Circularfalte
CH	= Chorda
Ci	= Cilium
CS	= cuticuläre Scheide
Cu	= Cuticulinschicht
D	= Drüsenzellen
dD	= distaler Dendrit
De	= Dendrit
E	= Epithel
Endop	= Endopodit
ER	= endoplasmatisches Reticulum
eS	= elektronendichte Struktur
Exop	= Exopodit
FH	= Fiederhaare
G	= Ausläufer der Gliazellen
GA	= Golgiapparat
H ₁ , H ₂ , H ₃ (a, b, c, d)	= Hüllzellen I, II, III
HS	= Haarschaft
IW	= Innenwand
K	= Kanal
Kn	= Knick
L	= Lingula

Lu	= Lumen
M	= Mitochondrien
Me	= Membran
Mt	= Mikrotubuli
N	= Nucleus
Oe	= Öffnung
P	= Poren
PD	= proximaler Dendrit
Pe	= Proteinepicuticula
R	= Ribosomen
SH	= Sinneshügel
Sl ₁ , Sl ₂ , Sl ₃	= Sensillenliquor I, II, III
spS	= spongiöse Struktur
Stc	= Statocyste
Stl	= Statolith
STW	= Statocystenwand
SZ ₁	= Sinneszelle
T	= Telson
"TK"	= "Tubularkörper"
Z	= Zahn
Vergr.	= Gesamtvergrößerung



Zeichnung 1 a u. b : a) *Neomysis integer* (Leach), adultes ♀ (verändert nach Tattersall (1951)). Vergr. 7fach
 b) Herausvergrößerung des linken Exo- und Endopoditen, verändert nach Tattersall (1951). Die Statocyste ist von dorsal eröffnet.
 Vergr. 25fach



CHAROLO LINNAEO SEXUS PLANTARUM INVENTORI, ATQUE EARUM MULTIFORMIUM COPULARUM INSITUITORI
 F. I. *Isopoda* *Lucicutia* ut *Canis* F. II. *Congreduntur* *Pagurus* *stans* *reflexus* in *terram* *caudis* *ambobus* *inter* *se* *complexis* F. III. *Astata* *porosa* *pelypi* *indurata* *molendi* *iscurta* *quam* *ut* *extremis* *cruribus* *illucit* *ad* *os* *foraminis* *illuc* *robustioribus* *brachiis* *constrangit* *et* *conficit*
 F. IV. *Cancer* *pagurus* *mas*; *qui* *nascitur* *cauda* *seu* *operculo* *trigono* *A* *Femina* *vero* *cauda* *seu* *operculo* *latiori* *ovato* *B* *Haec* *species* *tympa* *auditus* *sub* *antennis* *habet* *CC* F. V. *Supina* *locusta* *proctus* *antennis* *que* *truncata* *A* *Sinistrum* *branchiarum* *spiraculum* *B* *os* *uero* *manus* *CC* *calcaria* *DDD* *manora* *foliola* *abdominis* *E* *simplex* *unguis* *ultimi* *pedis* *Quae* *tria* *sunt* *signa* *vinclitatis* F. VI. *Supina* *locusta* *fem* *A* *dextrum* *branchiarum* *spiraculum* *BB* *dorsum* *calcaria* *CC* *ad* *ant* *prima* *foliola* *bi* *na* *ceteraque* *sunt* *cum* *pediculis* *latiora* *DDD* *triangulus* *ultimi* *pedis* *his* *signis* *nascitur* *prae* *prie* *sexus* *locusta* *seu* *femina* *canceri* *homini* *campus* *relige* *homo* *vero* *suaviori* *cibo*

Abb. 2a. Aus MINASI, Dissertazione Secunda su de timpanetti dell'udito scoperti nel granchio paguro e sulla bisarra de lui vita. S. F IV: B. Haec species tympana auditus sub antennis habet, CC.



Tab IX
Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3

Abb. 2b. Aus ROSENTHAL (1811): "Kleine Fühlhörner" (erste Antennen vom Flußkreb (Astacus Fig. 1,2) und Hummer (Homarus Fig. 3,4), Sitz der Statocyste).

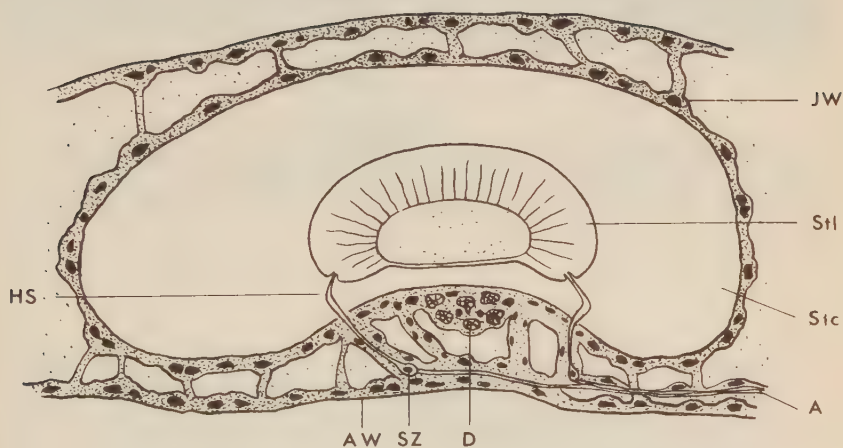


Abb. 3 (Zeichnung 2). Schematischer Längsschnitt durch die Statocyste und den Statolithen.

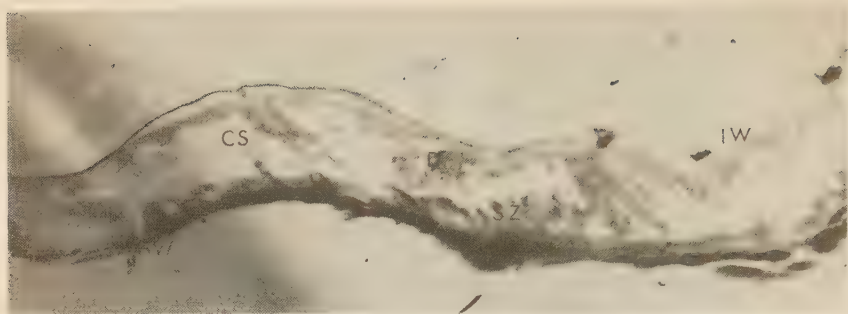


Abb. 4. Längsschnitt durch die Statocyste mit Längsschnitt eines Sinneshaares; Sinneszellen (SZ); cuticuläre Scheide (CS); Drüsenzellen (D); Innenwand der Statocyste (IW); Außenwand des Endopoditen (AW); Vergr. 500fach

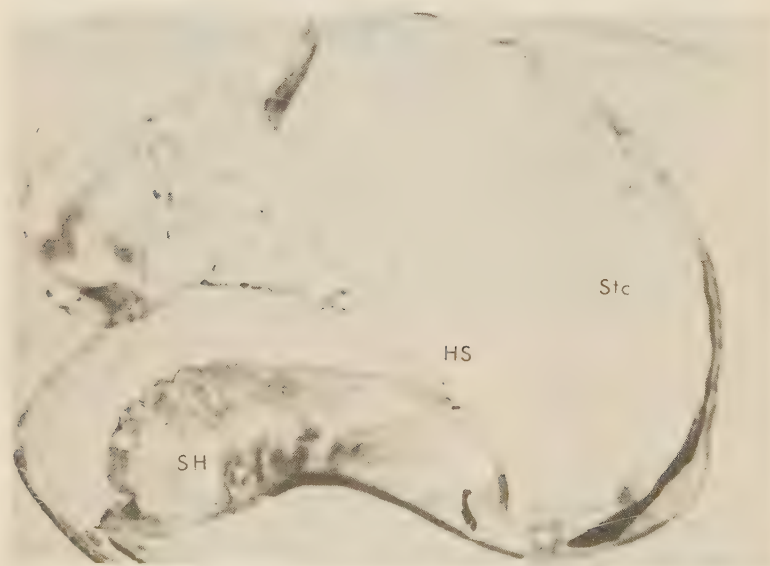


Abb. 5. Querschnitt der Statocyste mit längsgeschnittenen Sinneshaaren; Statocyste (Stc); Sinneshügel (SH); Haarschaft (HS); Vergr. 500fach

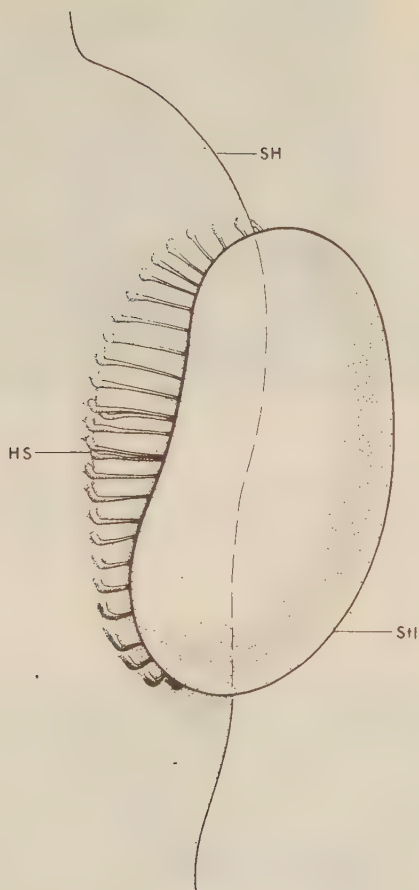


Abb. 6 (Zeichnung 3). Statolith und Sinneshügel von dorsallateral. Die Sinneshaare kommen von cranial schräg aus dem Sinneshügel heraus und knicken nach medial ab.

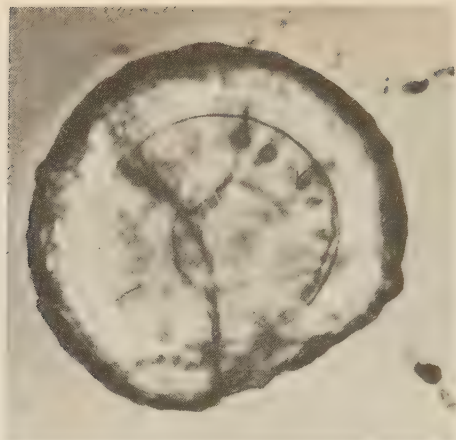


Abb. 7. Lichtmikroskopische Aufnahme eines Totalpräparates des Statolithen von unten; es sind Kanäle (K) zu sehen, in die die Sinneshaare ziehen (s. Rasterelektronenmikroskopie).
Vergr. 500fach

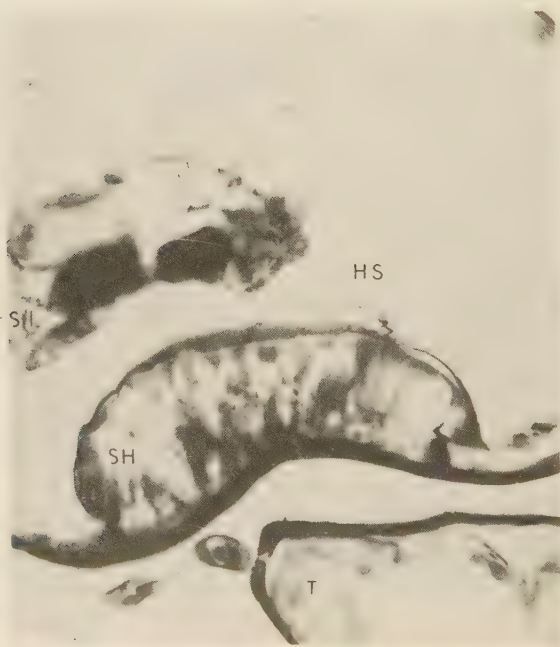


Abb. 8. Querschnitt durch die Statocyste mit längsge-schnittenen Sinneshaaren; Statolith (Stl); Haarschaft (HS); Sinneshügel (SH); Telson (T);
Vergr. 500fach

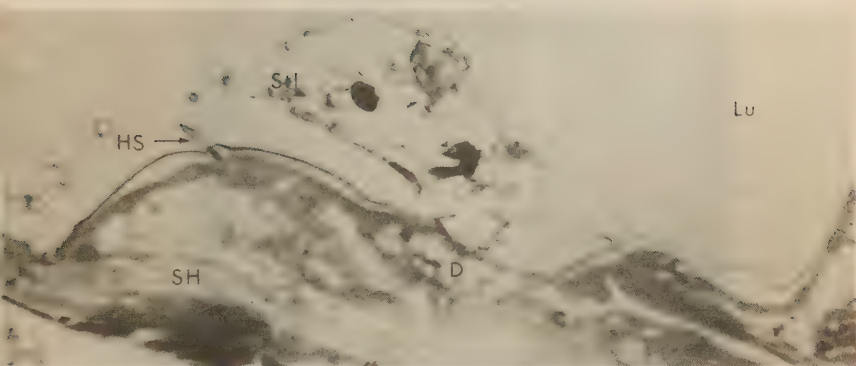


Abb. 9. Längsschnitt durch die Statocyste mit 2 längsge-
schnittenen Sinneshaaren; Statolith (Stl); Lumen der Stato-
cyste (Lu); Haarschaft (HS); Sinneshügel (SH); Drüsen-
zellen (D);

Vergr. 500fach



Abb. 10. Endopodit (Endop) mit Statocyste von dorsal auf-
präpariert; in der Mitte befindet sich der umgedrehte Sta-
tolith (Stl);

Vergr. 160fach

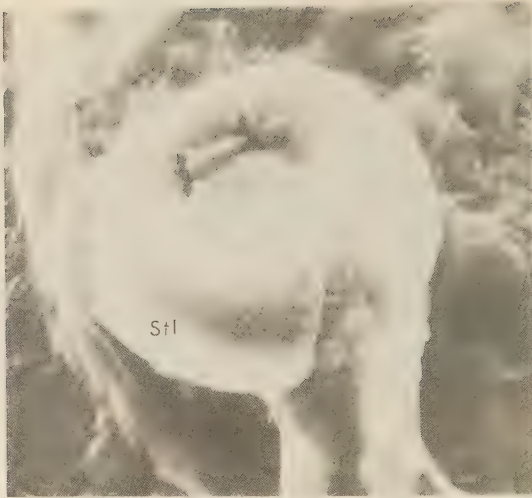


Abb. 11. Fixierter Statolith (Stl), von unten gesehen. Er ist von einer dünnen Haut umgeben. Vergr. 1000fach



Abb. 12. Unfixierter Statolith, von unten gesehen. Man sieht ca. 23 Kanäle, hufeisenförmig angeordnet, in die die Sinneshaare ziehen. Vergr. 560fach

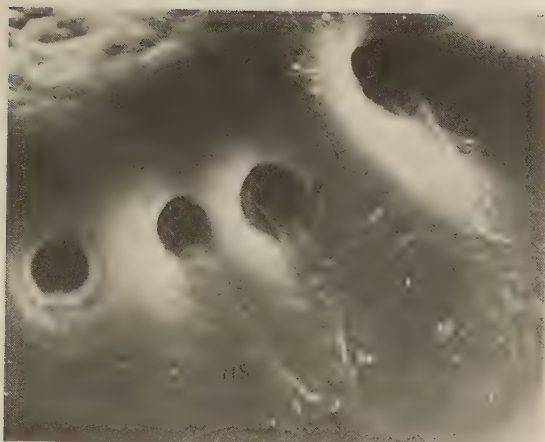


Abb. 13. Unterseite des Statolithen mit einzelnen Kanälen (K), in die die Haare ziehen; Haarschaft (HS);
Vergr. 2 220fach

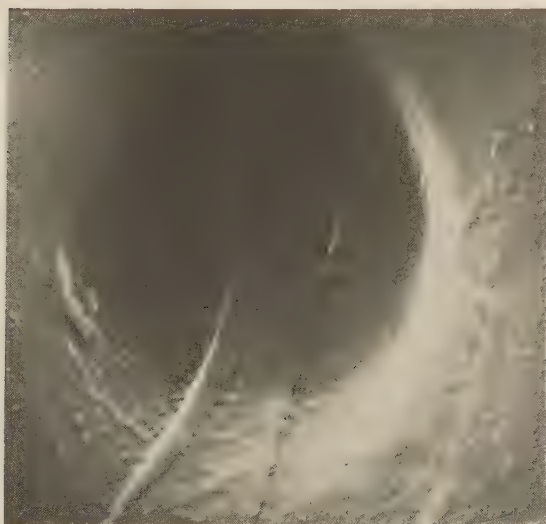


Abb. 14. Einzelner Kanal aus dem Statolithen; es scheint ein Sinneshaar in den Kanal zu ziehen; Vergr. 11 110fach



Abb. 15. Endopodit von dorsal; an der Außenseite ist eine Falte zu sehen, die die Öffnung (OE) bedeckt.

Vergr. 220fach



Abb. 16. Ausschnitt aus Abb. 15; Öffnung (OE);

Vergr. 220fach

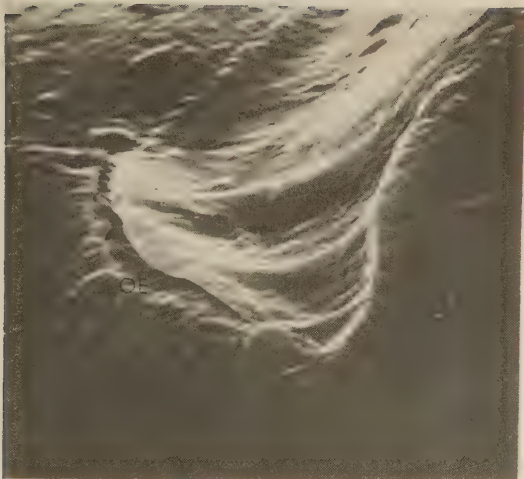


Abb. 17. Öffnung (OE) der Statocyste, die durch eine Falte bedeckt wird; Vergr. 5 560fach

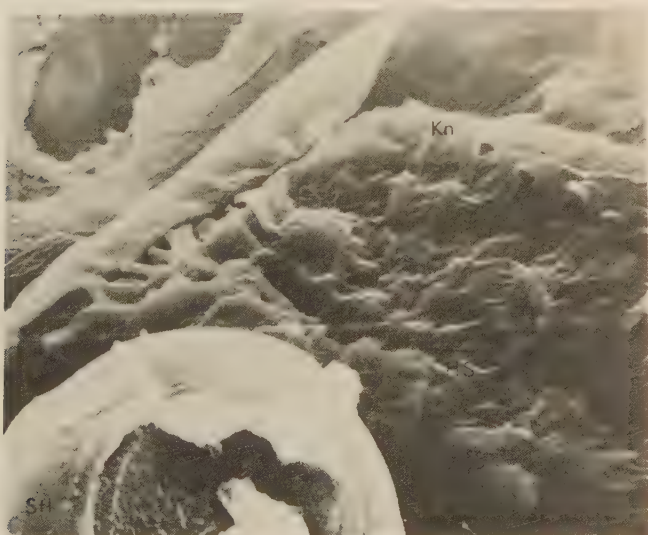


Abb. 18. "Freie" Sinneshaare, die nach caudal ziehen; Statolith (Stl); Knick (Kn); Haarschaft (SH); Vergr. 1 200fach



Abb. 19. Unterseite des Steines mit einzelnen Kanälen (K),
die 2 Reihen von Sinneshaaren vortäuschen; Haarschaft (HS);
Vergr. 5 560fach

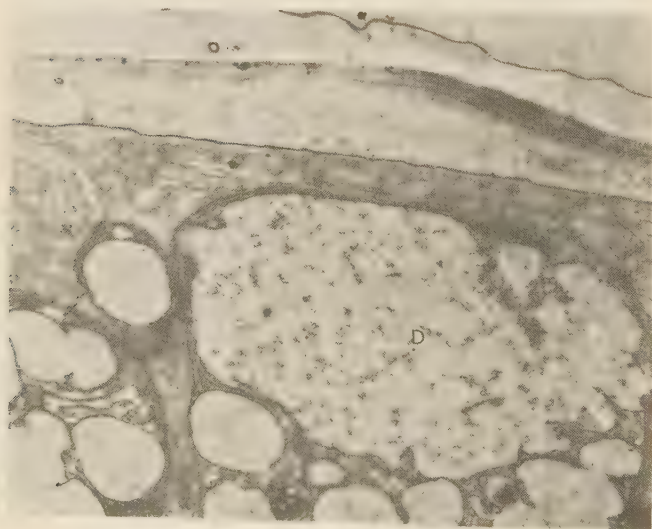


Abb. 20. Drüsenzellen (D), im Zentrum des Hufeisens;
s.auch Abb.3 (Zeichnung 2);
Vergr. 12 000fach



Abb. 21. Sinneszelle (SZ₁) mit Nucleus (N); Vergr. 12 000fach

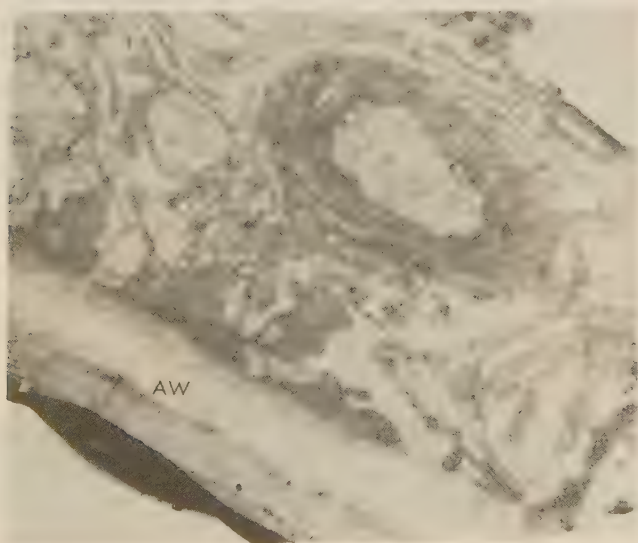


Abb. 22. Axon (Querschnitt) (A); Außenwand des Endopoditen (AW); Vergr. 15 000fach

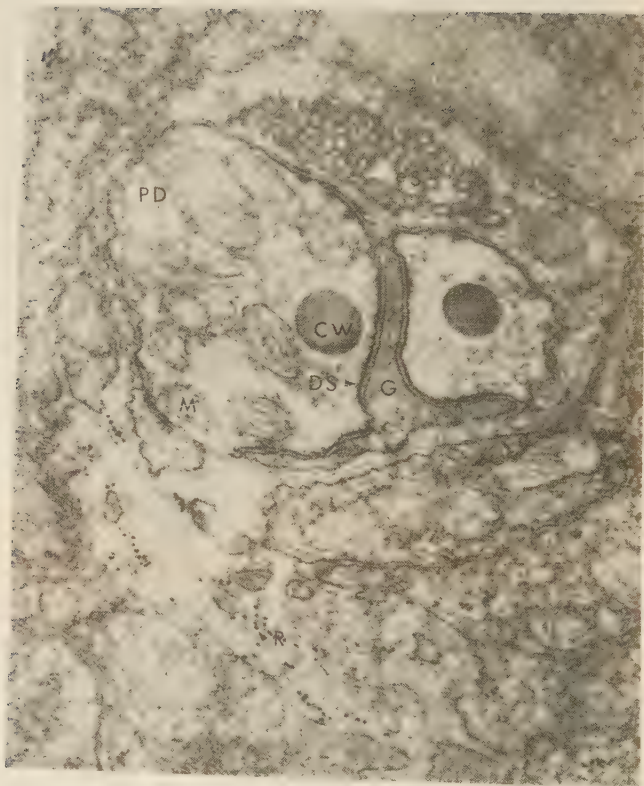


Abb. 23. Querschnitt durch die Region der Cilienwurzeln (CW); proximaler Dendrit (PD); Mitochondrien (M); Desmosomen (DS); Ausläufer der Gliazellen (G); elektronendichte Struktur (eS); Ribosomen (R); Hüllzelle H₁ (H₁); Vergr. 45 000fach

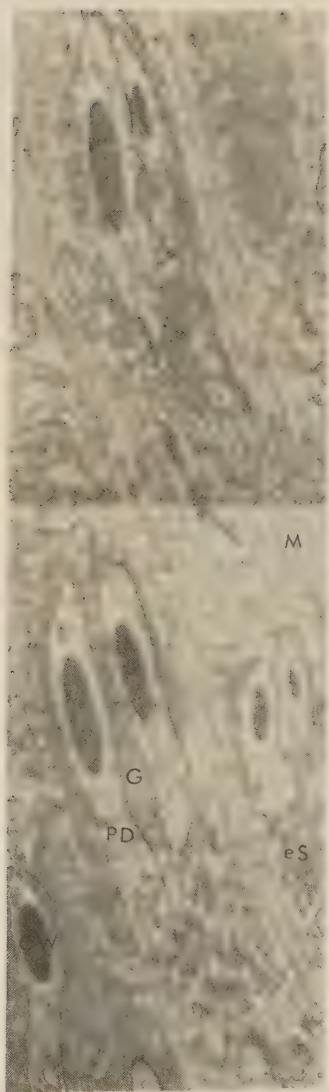


Abb. 24. Schrägschnitt durch die Region der Cilienwurzeln (CW); proximaler Dendrit (PD); elektronendichte Struktur (eS); Ausläufer der Gliazellen (G); Mitochondrien (M);
Vergr. 12 000fach

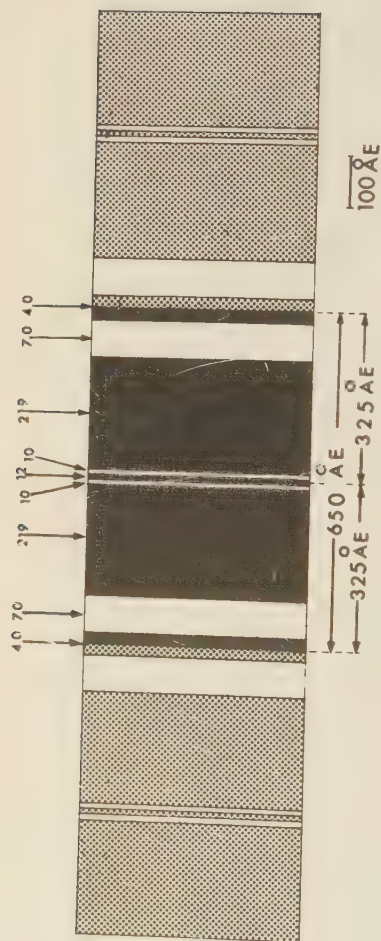


Abb. 25 (Zeichnung 5). Anordnung der Querstreifung der Cilienwurzeln.
Ausschnitt aus einer Periode (650 Å) der Querstreifung der Cilienwurzeln.

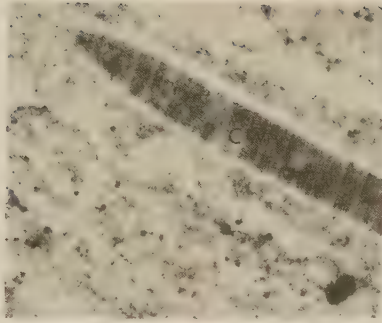


Abb. 26. Querstreifung der Cilienwurzel (CW);
Vergr. 63 000fach

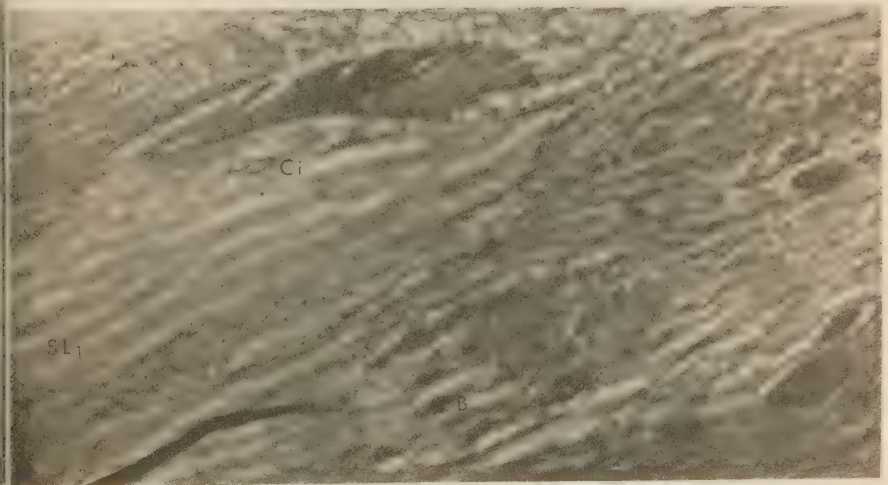


Abb. 27. Schrägschnitt durch den Basalkörper (B); Cilium (Ci);
Sensillenliquor I (Sl₁); Cilienwurzel (CW); elektronendichte
Struktur (eS);
Vergr. 12 000fach

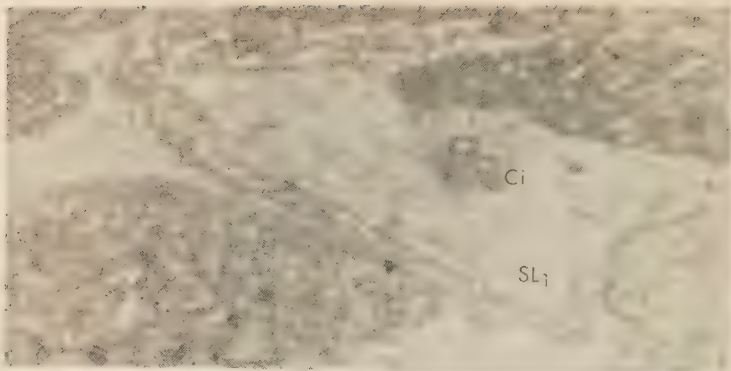


Abb. 28. Schrägschnitt durch die 9x2+0 Struktur; Cilium (Ci); Sensillenliquor I (SL₁); Vergr. 15 000fach

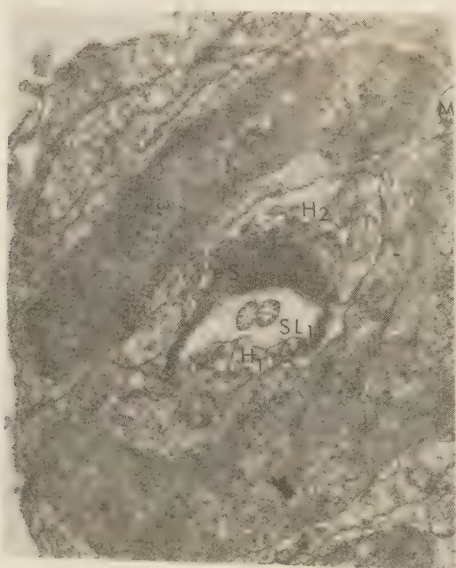
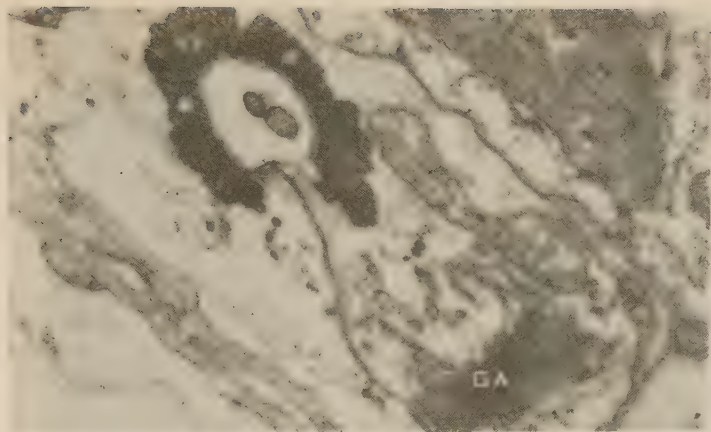


Abb. 29. Querschnitt durch die Region der 9x2+0 Struktur; Sensillenliquor I (SL₁); Hüllzellen I,II (H₁,H₂); elektrodichte Struktur (eS); Mitochondrien (M); Vergr. 15 000fach



Abbn. 30 (oben) und 31 (unten). Querschnitt durch den distalen Dendriten am Übergang der $9 \times 2 + 0(2)$ Strukturen in die Region der einzeln verlaufenden Mikrotubuli; in der ersten Hüllzelle (H_1) sind vom Golgiapparat (GA) abgeschnürte Vesikel zu sehen, die möglicherweise die elektronendichte Struktur (eS) bilden könnten. Hüllzellen II, III (H_2, H_3); Mitochondrien (M); cytoplasmatische Mikrotubuli (Mt);

Vergr. 36 000fach



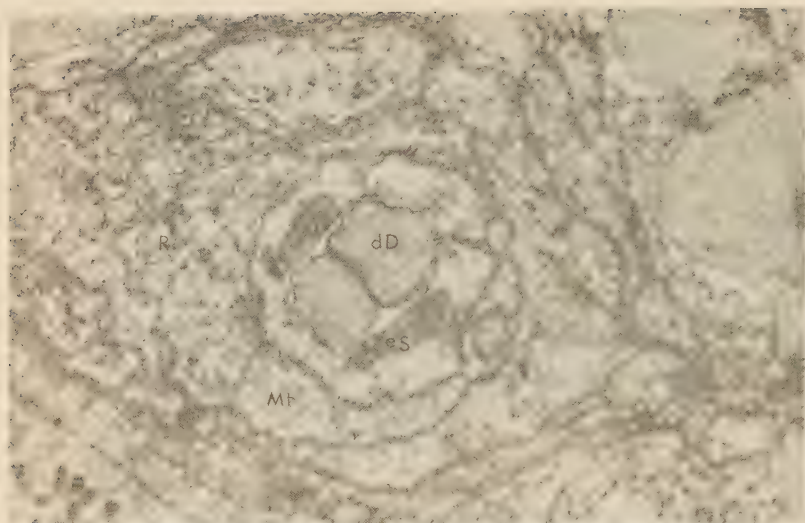


Abb. 32. Querschnitt durch die Region der Cilienerweiterung; cytoplasmatische Mikrotubuli (Mt); elektronendichte Struktur (eS); Ribosomen (R); distaler Dendrit (dD); Vergr. 45 000fach

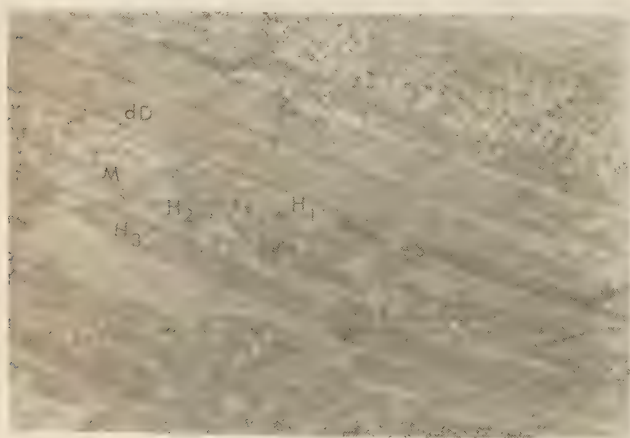
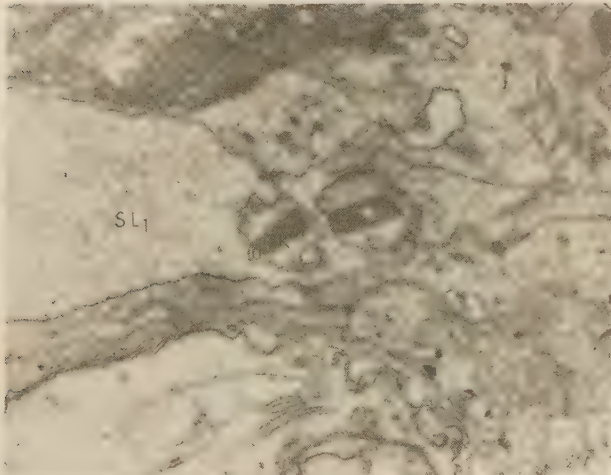


Abb. 33. Längsschnitt durch die Cilienerweiterung; Mitochondrien (M); distaler Dendrit (dD); elektronendichte Struktur (eS); Hüllzellen H I - III (H_1 - H_3); Vergr. 12 000fach



Abb. 34 (oben) und 35 (unten). Annähernder Querschnitt durch den "Tubularkörper" (TK); Sensillenliquor I (SL₁); elektrodendichte Struktur (eS). Vergr. 36 000fach



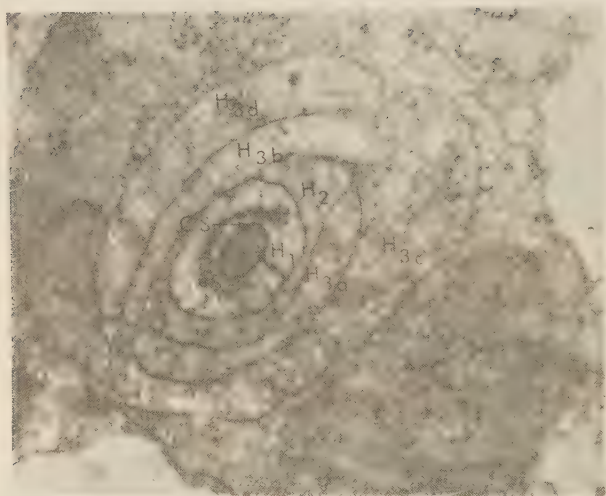


Abb. 36. Querschnitt durch die Region der Cilienerweiterung;
 cuticuläre Scheide (CS); elektronendichte Struktur (eS);
 Hüllzellen I - III_d (H₁-H_{3d}); Vergr. 15 000fach

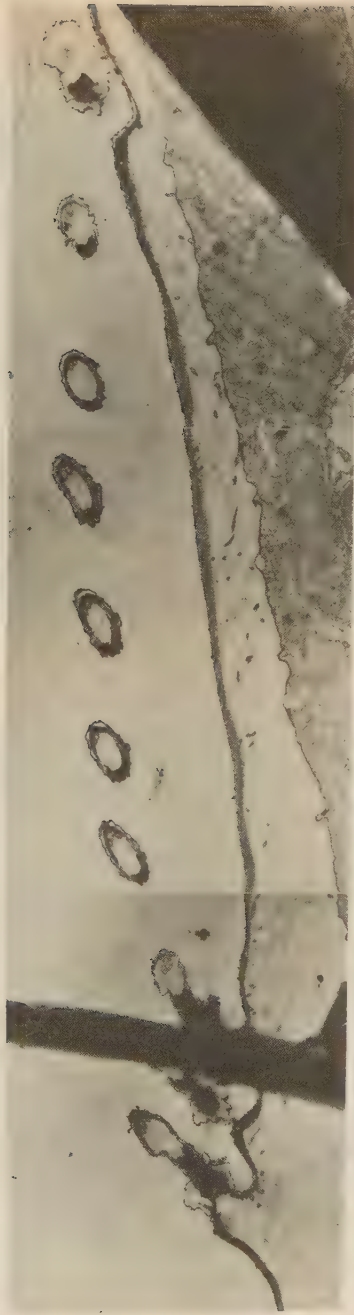


Abb. 37. Region des "freien" Sinneshaares mit teilweise längs- als auch annähernden Querschnitten. Die Sinneshaare werden gerade gehäutet.
Vergr. 3 200fach

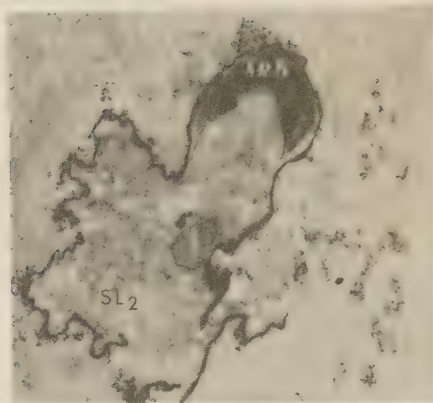


Abb. 38. Schnitt durch das "freie" Sinneshaar, proximal vom Knick spongiöse Struktur (spS); Sensillenliquor II (Sl_2); Vergr. 12 000fach

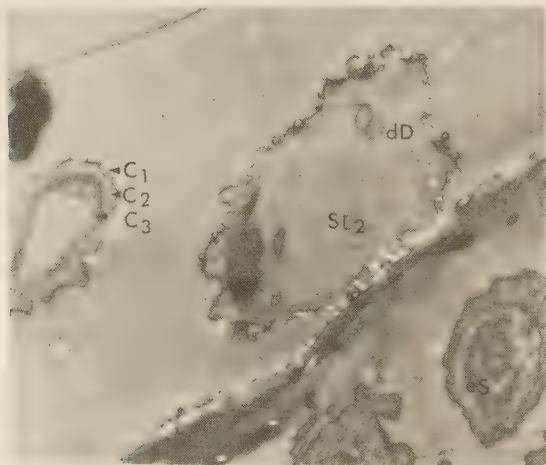


Abb. 39. "Freies" Sinneshaar links distal, rechts proximal vom Knick; Sensillenliquor II (Sl_2); distaler Dendrit (dD); Cuticulae I - III (C_1 - C_3); Vergr. 12 000fach

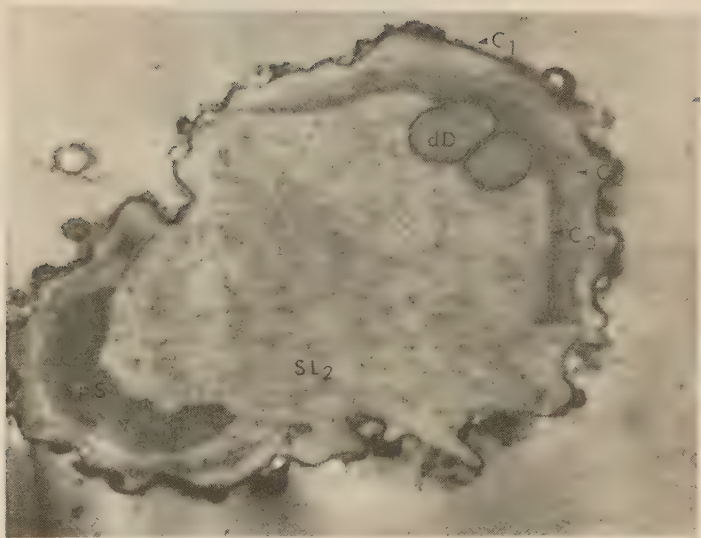


Abb. 40. Annähernder Querschnitt durch das "freie" Sinneshaar distal vom Knick; spongiöse Struktur (spS); distaler Dendrit (dD); Sensillenliquor II (Sl₂); Cuticulae I - III (C₁-C₃)
Vergr. 45 000fach

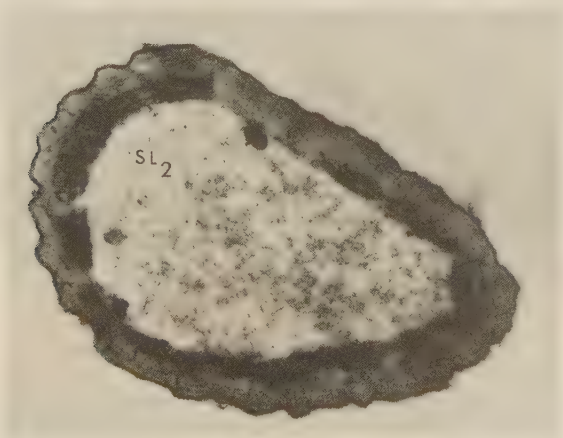


Abb. 41. Querschnitt durch das "freie" Sinneshaar distal vom Knick. Die Dendriten sind nicht mehr angeschnitten; Sensillenliquor II (Sl₂);
Vergr. 36 000fach



Abb. 42. Vergrößerung der "spongiösen" Struktur (spS) an der contralateralen Seite der Dendriten (Knickinnenseite); Vergr. 36 000fach

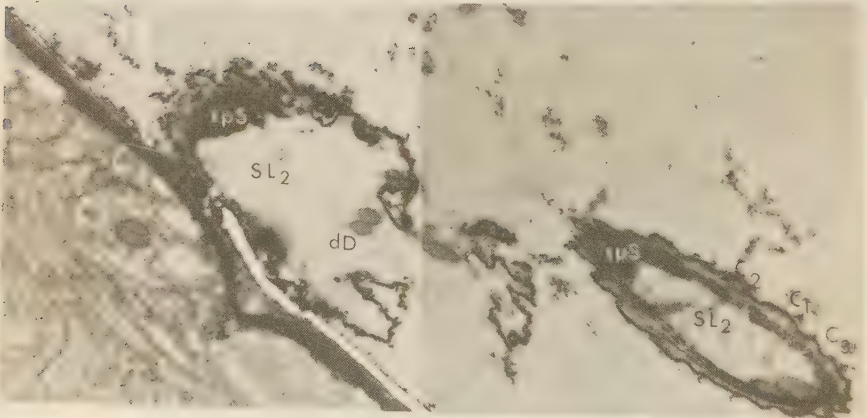


Abb. 43. Schrägschnitt durch ein "freies" Sinneshaar, proximal und distal vom Knick; Sensillenliquor II (SL₂); distaler Dendrit (dD); Cuticulae I - III (C₁-C₃); spongiöse Struktur (spS); Vergr. 12 000fach

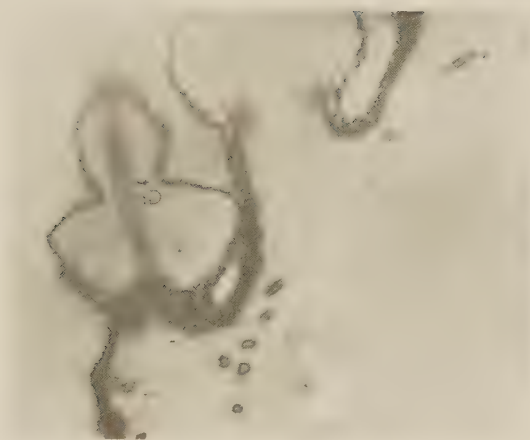


Abb. 44. Längsschnitt durch den distalen Dendriten (dd),
proximal vom Knick; Vergr. 12 000fach



Abb. 45. Querschnitt durch sich neu bildende "freie" Sinneshaare;
Vergr. 4 000fach

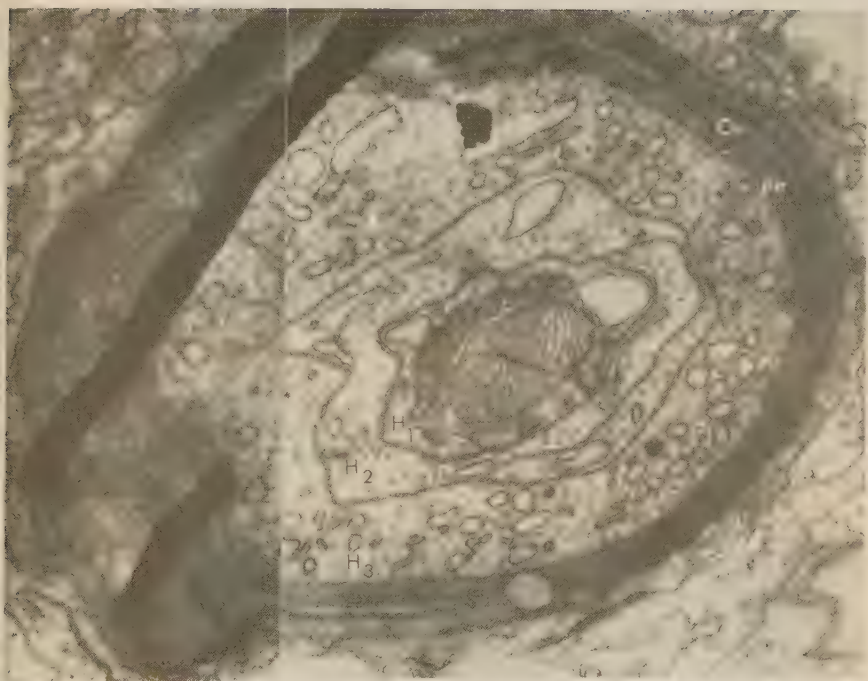


Abb. 46. Querschnitt durch ein sich neu bildendes
 Sinneshaar innerhalb des Sinnesfortsatzes; Protein-
 epicuticula (Pe); Cuticulinschicht (Cu); Hüllzellen
 I - III (H_1 - H_3); Vergr. 45 000fach

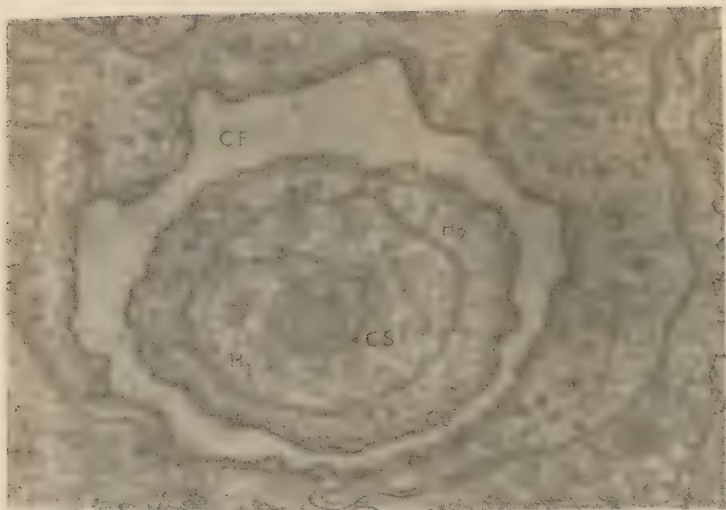


Abb. 47. Querschnitt durch ein sich neu bildendes
Sinneshaar innerhalb des Sinnesfortsatzes; Circular-
falte (CF); cuticulare Scheide (CS); Hüllzellen I - II
(H₁-H₂); Cuticulinschicht (Cu); Vergr. 45 000fach

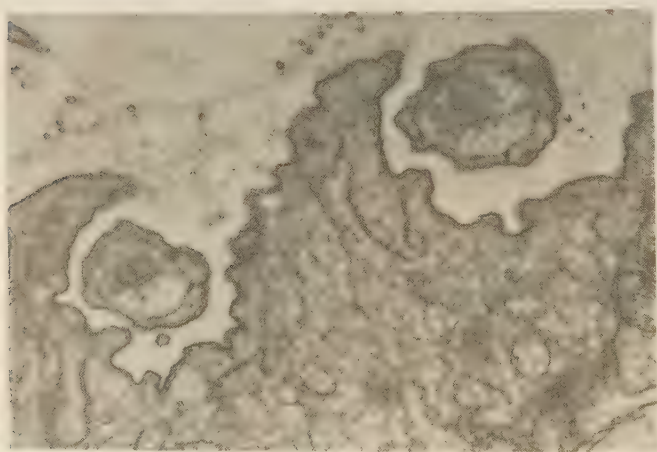


Abb. 48. Querschnitt durch "freie" sich neu bildende
Sinneshaare; Vergr. 18 000fach



Abb. 49. Querschnitt durch die Fiederhaare (FH) (Außenhaare) der Uropoden; Circularfalte (CF); Borsten (Bo); Cuticulinschicht (Cu); Vergr. 12 000fach

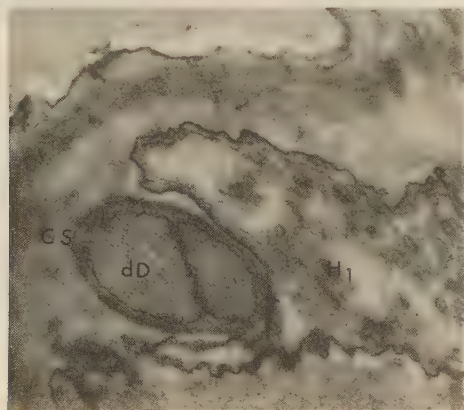


Abb. 50. Querschnitt durch die Dendriten, die von einer Hüllzelle unvollständig umgeben sind; distaler Dendrit (dD); cuticuläre Scheide (CS); Hüllzelle I (H₁); Vergr. 36 000fach

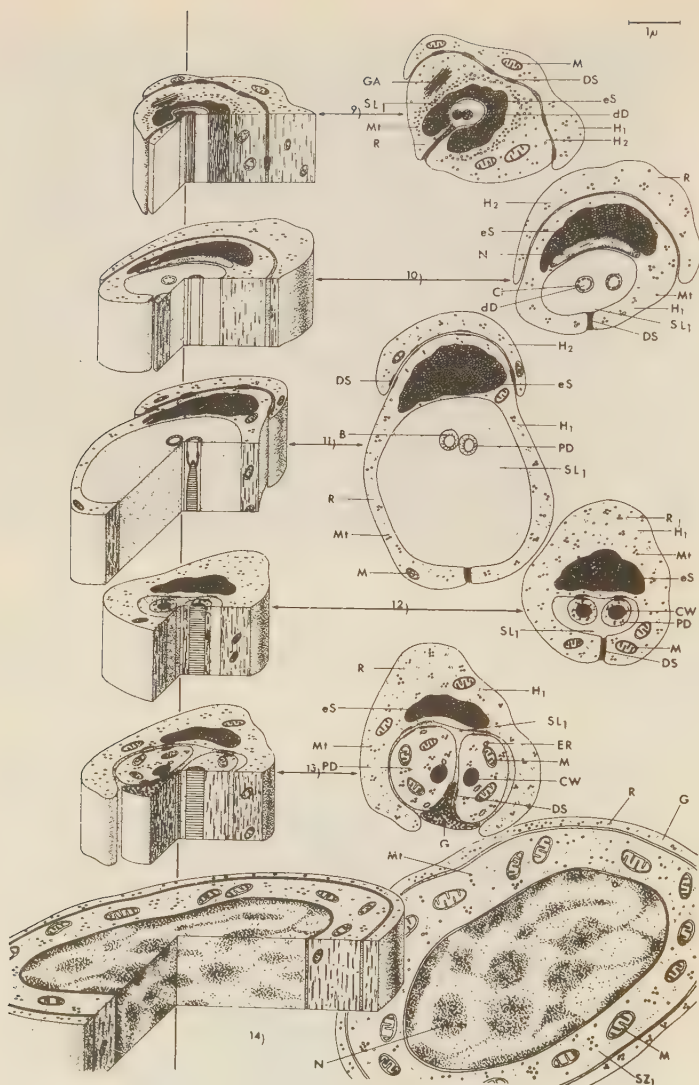


Abb. 51 (Zeichnung 4a). Querschnittserien und dazugehörige Blockdiagramme nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen durch den Mechanorezeptor von *Neomysis*. Unten mit proximal beginnend.

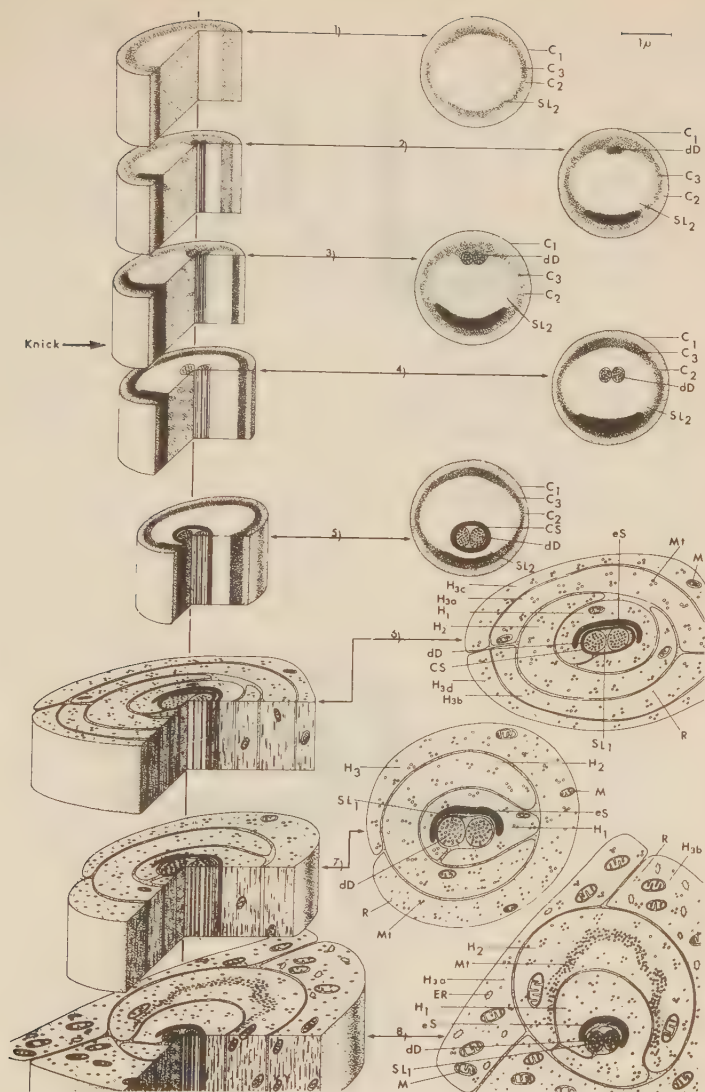


Abb. 52 (Zeichnung 4b). Querschnittserien und dazugehörige Blockdiagramme nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen durch den Mechanorezeptor von *Neomysis*. Oben das distale Ende.

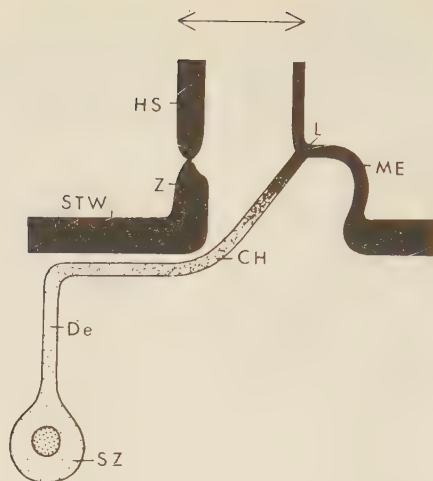


Abb. 53. (Zeichnung 6). Vereinfachtes Schema eines Mechanorezeptors von *Astacus* (Dekapoda) oben und *Neomysis* (Peracarida/Crustacea) unten. Der Pfeil gibt die Auslenkung des freien Haares an. Dendrit (D), Chorda (CH), Sinneszelle (SZ), Statocystenwand (STW), Haarschaft (HS), Knick (Kn), Lingula (L), Zahn (Z).

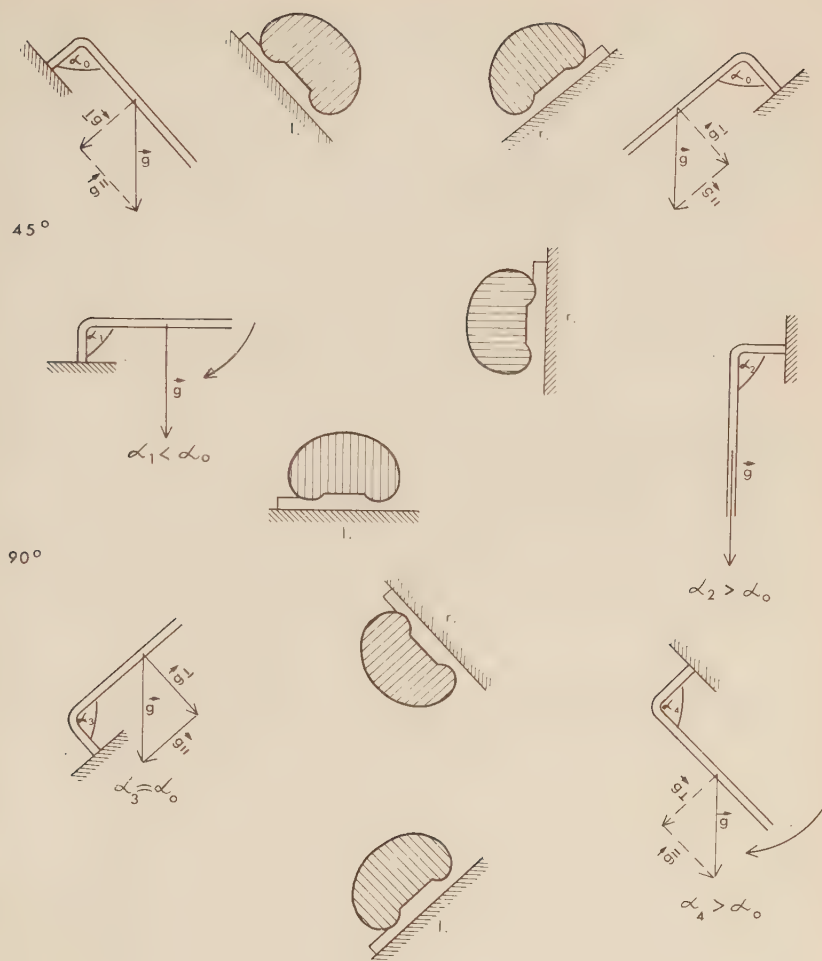


Abb.54 (Zeichnung 7): Schema zur Auslenkung des Sinneshaares in Abhängigkeit von der Lage des Tieres. In der Mitte jeweils der rechte (r) und linke (l) Statolith mit je einem Sinneshaar und der Oberfläche des Sinneshügels. Die Außenzeichnungen geben schematisch die herausvergrößerten Sinneshaare mit Abknickwinkel α an. Oben Normallage, Mitte Drehung des Tieres um 45° , unten Drehung des Tieres um 90° . $\vec{g}$ ist die Schwerkraft, $\vec{g}_{\parallel}$ ist die Komponente, die parallel zum Sinneshügel zieht, $\vec{g}_{\perp}$ ist die Komponente, die den Stein senkrecht auf den Sinneshügel drückt oder von ihm wegzieht.

Lebenslauf

Am 20.9.1946 wurde ich in Brüssel/Belgien als Tochter des Kaufmannes William Georges BORCK und seiner Ehefrau Marie Louise geb. Mac Lean geboren.

Ich lebe seit 1950 mit meiner Mutter in Berlin. Mein Vater ist verstorben.

Bis 1959 besuchte ich die Grundschule, von 1959 - 1966 das Arndt-Gymnasium in Berlin-Dahlem, wo ich 1966 das Abitur gemacht habe.

Seit S.S. 1966 bin ich an der Freien Universität Berlin immatrikuliert, wo ich im November 1968 das Vordiplom mit der Gesamtnote "sehr gut" abgelegt habe. Im Winter 1969/70 begann ich unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. G. Kümmel an meiner Dissertation über die Funktionsmorphologie der Mechanorezeptoren von *Neomysis integer* zu arbeiten.

Von meinen Lehrern in Zoologie möchte ich die Herren Prof. Dr. W. Dohle, Prof. Dr. P. Görner, Prof. Dr. F. Peus, Prof. Dr. E. Wachmann und meinen Doktorvater Prof. Dr. G. Kümmel hervorheben.

Druck:

Der Präsident der Freien Universität Berlin

- Universitätsdruckerei -

1 Berlin 41, Kelchstraße 31

